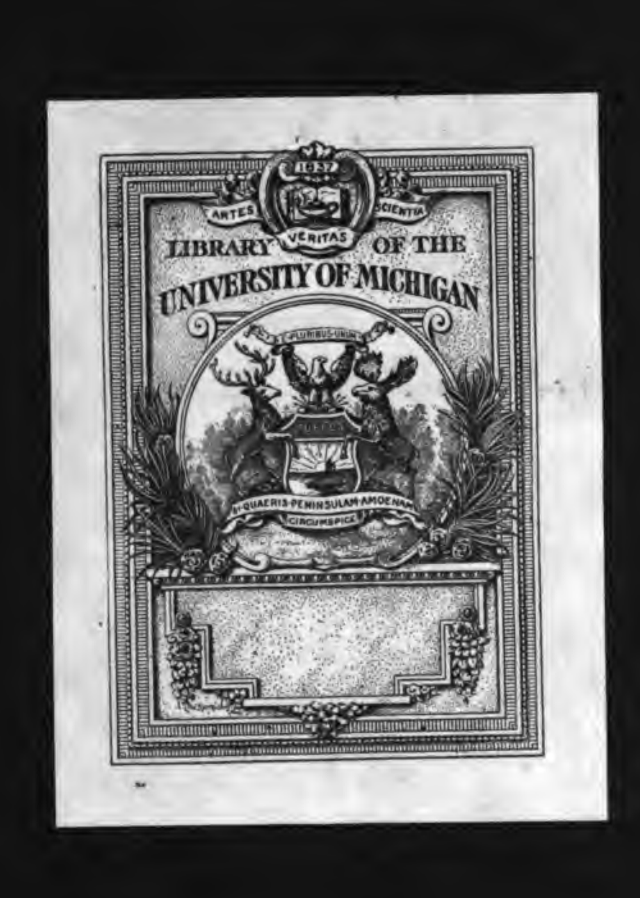

1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

ARBEITEN

DES

BOTANISCHEN INSTITUTS

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. JULIUS SACHS.

DRITTER BAND.

ENTHALTEND ABHANDLUNGEN AUS DEN JAHREN 1884 BIS 1888.

MIT 93 HOLZSCHNITTEN UND 8 TAFELN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1888.

Inhaltsverzeichniss.

1. Heft 1884.

2. Heft 1885.

3. Heft 1887.

4. Heft 1888.

I.

Ein Beitrag
zur Kenntniſs der Ernährungsthätigkeit der Blätter.

Von

Julius Sachs.

Bei den hier zu beschreibenden Untersuchungen verfolgte ich den Zweck, die Stärkebildung im Chlorophyll der Blätter und das Verschwinden dieses Assimilationsproduktes unter normalen Vegetationsbedingungen kennen zu lernen, also bei Pflanzen, welche, im freien Lande eingewurzelt, zu kräftiger Entfaltung gelangen und dabei ebenso der Gunst wie der Ungunst des Wetters in jeder Weise ausgesetzt sind.

Die Untersuchungen wurden im Laufe des Juni, Juli und August, einige ergänzende auch Anfang Oktober 1883 gemacht; es gab abwechselnd große Hitze bei kräftigem Sonnenschein; dann trübes Wetter und Regen; wiederholt traten starke Depressionen der Temperatur ein; das war jedoch kein Hinderniß, sondern gerade für meinen Zweck erwünscht.

Manche der gewonnenen Ergebnisse können als feststehend betrachtet werden und scheinen mir nicht ohne Belang; daneben theile ich aber auch gelegentliche Wahrnehmungen oder noch unvollendete Untersuchungen mit, die ich einstweilen aus Mangel an Zeit und geeignetem Pflanzenmaterial nicht weiterführen konnte. Vor allem war es eben nöthig, sich auf diesem vielversprechenden Gebiete erst einmal zu orientiren, zu sehen, was sich machen läßt, ganz besonders aber geeignete Beobachtungsmethoden zu finden, und ihre Brauchbarkeit zu probiren.

Um weiterhin nicht immer binäre Namen benutzen zu müssen, will ich hier sogleich die Pflanzenspezies nennen, mit denen ich mich näher befaßt habe; es wird dann genügen, im Text nur die Gattungsnamen in Kürze anzugeben; es handelt sich um folgende Arten:

Helianthus annuus.
Phaseolus multifl.
Cucurbita Pepo.
Humulus Lupulus.
Datura Stramonium.
Solanum tuberosum.
Nicotiana Tabacum.
Atropa Belladonna.
Tropaeolum majus.
Juglans regia.
Vitis Labrusca.
Populus Simoni.
Aesculus Hippocastanum.
Catalpa Bungei.
Morus alba.
Ampelopsis quinquefolia.
Aristolochia Sipho.
Rheum officinale.
Beta cycla.

Es sind also Dikotylen der verschiedensten Familien; die Monokotylen und Kryptogamen habe ich aus verschiedenen Gründen einstweilen ausgeschlossen.

§ 1. Die Jodprobe.

Wenn man, wie ich es vor 22 Jahren that, die Stärke im Chlorophyll mikrochemisch aufsucht, und dabei die jetzt längst allgemein bekannte Methode anwendet, so kann man entscheiden, ob die Chlorophyllkörner überhaupt Stärke enthalten oder nicht; auch ist es möglich, zu erkennen, ob viel oder wenig Stärke vorhanden, ob unter Umständen eine Vermehrung oder Verminderung eingetreten ist. Allein die Untersuchung ist sehr zeitraubend, wenn es darauf ankommt, eine übersichtliche Vorstellung von dem Stärkegehalt zahlreicher, zumal größerer Blätter zu gewinnen, denn es steht ja nicht im voraus fest, daß alle Theile eines umfangreichen Blattes zur selben Stunde gleichen Stärkegehalt zeigen müssen, und daß verschiedene Blätter derselben Pflanze zur selben Zeit sich gleichartig verhalten; aber gerade darüber wollte ich Gewißheit haben.

Manche sehr wichtige Fragen der Ernährung finden eine genügende Beantwortung schon dann, wenn man nur mit Bestimmtheit konstatiren kann, ob überhaupt Stärke im Mesophyll vorhanden ist oder nicht, ob eine deutliche Vermehrung oder Verminderung derselben stattgefunden hat; es ist durchaus nicht immer nöthig, Zahlen angeben zu können, weiterhin werde ich freilich zeigen, daß auch das Gewicht der durch Assimilation gewonnenen oder der aus den Blättern verschwundenen Stärke auf sehr einfachem Wege gefunden werden kann. Es kommt also zunächst darauf an, die Stärke in den Blättern makroskopisch nachzuweisen, wie ich es seit langer Zeit zum Zweck der Demonstration in Vorlesungen zu thun pflege, wobei es ja unbenommen bleibt, jederzeit auf mikroskopischem Wege etwaige Zweifel zu lösen.

Kocht man grüne, frisch geerntete Blätter etwa 10 Minuten lang in Wasser, so wird der größte Theil der im Wasser löslichen Stoffe extrahirt, ohne daß das Gefüge des Blattgewebes allzusehr leidet; man kann die Blätter, oder größere Stücke derselben nach dem Kochen noch bequem als feste Lamellen mit der Pincette herausheben, ohne daß sie zerreißen, was für meinen Zweck durchaus nöthig ist.

Der Farbstoff des Chlorophylls bleibt bekanntlich bei dem Kochen im Blatt, gewöhnlich sogar ändert sich der Farbenton nicht einmal; nur wenn gewisse Pflanzensäuren in den Blättern vorhanden sind, wie bei Vitis, Oxalis, Rheum u. a., verändert sich die Färbung des Chlorophylls, was aber für uns hier ohne Bedeutung bleibt.

Legt man nun die gekochten Blätter in starken Alkohol (96%), so wird der Farbstoff des Chlorophylls ausgezogen und mit ihm zugleich alle anderen Stoffe, welche in Alkohol löslich sind.

Das Blatt wird also im wesentlichen von den Stoffen befreit, welche in kochendem Wasser und in Alkohol überhaupt löslich sind. Das Blattgewebe ist demnach hinreichend gereinigt, um die nun folgende Jodreaktion auf Stärke ungehindert durch andere Stoffe deutlich hervortreten zu lassen.

Die gekochten Blätter entfärben sich im Alkohol gewöhnlich vollständig und erscheinen dann weiß wie gewöhnliches Papier, so z. B. bei Tropaeolum, Helianthus, Solanum, Cucurbita, Datura, Phaseolus u. a.; in manchen Fällen, besonders wie es scheint bei Holzpflanzen, und wie ich vermuthe in Folge der Gegenwart größerer Gerbstoffmengen, bleiben die Blätter nach der Extraktion braun und sind dann für manche Zwecke der Jodreaktion nicht geeignet.

Es ist leicht wahrzunehmen, daß die Extraktion des Chlorophylls unter dem Einfluß direkten Sonnenlichtes viel rascher vor sich geht, als im Schatten; offenbar vorwiegend infolge der starken Erwärmung durch die Sonnenstrahlen; ich habe daher, um rasch zum Ziel zu gelangen, was bei manchen Beobachtungen durchaus nöthig ist, das Verfahren eingeschlagen, den Alkohol auf 50—60° C. zu erwärmen, indem ich das Gefäß in heißes Wasser stellte; die vollständige Entfärbung der Blätter geht dann oft in wenigen Minuten vor sich, und ist jedenfalls in 15—30 Minuten vollendet.

Bei Blättern von lederartiger Konsistenz, wie denen von Populus u. a., geht die Extraktion mit Alkohol sehr langsam vor sich, infolge der außerordentlich geringen Diffusibilität des grünen Farbstoffs, von der man sich auch sonst leicht überzeugen kann. In solchen Fällen, wo man 10—12 und mehr Stunden, selbst Tage verlieren würde, kann man dadurch zum Ziel gelangen, daß man dem kochenden Wasser einige Cubikcentimeter starker Kalilauge zusetzt, worauf dann die Extraktion im Alkohol binnen wenigen Stunden vollendet ist.

Die meisten Demonstrationen in Vorlesungen über Pflanzenphysiologie leiden an dem Übelstand, daß die betreffenden Vorgänge sehr langsam verlaufen und daher im Laufe einer Vorlesung nicht vollständig gezeigt werden können. Dies ist selbst bei der Extraktion des Chlorophylls aus Blättern der Fall. Es wird daher vielleicht Manchem willkommen sein, zu wissen, wie man diesen Vorgang binnen wenigen Minuten demonstriren kann: man benutzt am besten ausgewachsene Blätter von Tropaeolum, die man während der Vorlesung einige Minuten in kochendes Wasser steckt und dann in ein Gefäß mit heißem Alkohol überträgt; der grüne Farbstoff tritt dann sofort in den Alkohol über und nach 2—3 Minuten kann man das völlig entfärbte Blatt aus dem prachtvoll grünen Alkohol herausziehen, um es sodann, wenn erwünscht, binnen wenigen Minuten in einer starken alkoholischen Jodlösung durch die nun eintretende Jodreaktion völlig schwarz oder hellgelb erscheinen zu lassen, je nachdem man an einem kleinen Abschnitt des Blattes vorher schon den Stärkegehalt oder die Abwesenheit der Stärke festgestellt hat.

Bei Untersuchungen der Art, wie sie in Folgendem beschrieben werden, ist es zweckmäßig, größere Quantitäten von Alkohol zu verwenden; ich benutze Gefäße (Bechergläser) von 1—2 Liter Inhalt; auch muß, wenn man rasche und vollständige Entfärbung der Blätter wünscht, der Alkohol öfter erneuert werden, da er sich bei häufigem Gebrauch sehr bald mit Chlorophyll und anderen Extraktivstoffen sättigt, also unwirksam wird.

Die extrahirten Blätter oder Blattstücke bringe ich nun in eine starke Jodlösung, von der ich 1—2 Liter in einem Glaszylinder mit eingeschliffenem Stopfen vorräthig halte. Ich verwendete anfangs eine Auflösung von Jod in Jodkalium, später jedoch ausschließlich eine alkoholische Jodlösung, die man am besten dadurch herstellt, daß man ein größeres Quantum Jod in starkem Alkohol auflöst und diesem dann soviel destillirtes Wasser zusetzt, bis die Flüssigkeit etwa die Farbe eines dunklen Bieres besitzt.

Die Blätter oder Blattstücke bleiben nun je nach Umständen eine halbe, oder 2—3 oder selbst mehr Stunden in der Jodlösung, d. h. solange, bis keine Farbenänderung mehr eintritt, denn es ist für unsere Zwecke nöthig, daß sich das Blattgewebe mit Jod vollständig sättigt.

Enthalten die untersuchten Blätter gar keine Stärke im Chlorophyll, so nehmen sie in der Jodlösung eine hellgelbe oder ledergelbe Färbung an; sind sie dagegen sehr reich an Stärke, so erscheint nach einiger Zeit das Mesophyll tief schwarz gefärbt, während (besondere Umstände abgerechnet) die Rippen sowohl, wie die im Mesophyll netzartig verzweigten dünnen Nerven farblos bleiben.

Die mit Jod gesättigten Blätter hebe ich nun mit der Pincette heraus und lege sie in einen mit reinem Wasser gefüllten weißen Porzellanteller, der am Fenster placirt ist. Auf dem weißen Untergrund hebt sich nun die Jodfärbung des Mesophylls völlig deutlich ab, und man ist im stande, zahlreiche Abstufungen der Jodfärbung, also auch des Stärkereichthums deutlich zu unterscheiden. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur Blätter der Kartoffel, der Sonnenrose, des Kürbis u. a. bei Sonnenaufgang und zu verschiedenen Tagesstunden der beschriebenen Behandlung zu unterwerfen, und sie sämmtlich in der angegebenen Weise im Wasser liegend zu besichtigen.

Nach meinen sehr zahlreichen Beobachtungen scheint es mir zweckmäßig, einige bestimmte Ausdrücke für die mit Jod gesättigten Blätter aufzustellen. Ich unterscheide folgende Färbungen der mit Jod gesättigten Blätter:

1. hellgelb oder ledergelb (keine Stärke im Chlorophyll).
2. schwärzlich (sehr wenig Stärke im Chlorophyll).
3. matt schwarz (reichlich Stärke).
4. kohlschwarz (sehr reichlich Stärke).
5. metallisch glänzend schwarz (Maximum des Stärkegehalts).

Ich will gleich hier bei dieser Gelegenheit eine Thatsache hervorheben, die zu weiteren Untersuchungen Anlaß geben dürfte. Es ist nämlich im Sommer eine gewöhnliche Erscheinung, daß Blätter, welche noch nicht das Maximum von Stärke enthalten, oder bereits einen Theil derselben verloren haben, auf der Oberseite nur schwärzlich oder braun erscheinen, während die Unterseite des Gewebes kohlschwarz oder selbst metallisch glänzend ist. Umgekehrt fand ich die Sache am 1. Oktbr. Abends 5 Uhr nach einem trüben, regnerischen Tage von 6—11° C., bei der Kartoffel, Datura, Phaseolus, Vitis Labrusca, Helianthus, Juglans und Populus, wo die Unterseite sehr wenig oder gar keine Stärke enthielt, während die Oberseite bei der Jodprobe kohlschwarz wurde.

Das beschriebene Verfahren, d. h. das Kochen in Wasser, die Extraktion in Alkohol und die schließliche Färbung in Jod werde ich künftighin der Kürze wegen einfach als »Jodprobe« bezeichnen, und ich bemerke ausdrücklich, daß, wenn im Texte gesagt wird, es sei die Jodprobe angewendet worden, darunter keineswegs die Jodreaktion allein, sondern immer das ganze beschriebene Verfahren gemeint ist.

Die so behandelten Blätter oder Blattstücke kann man beliebig lange in schwachem Jodalkohol aufbewahren, sie als Belege oder als Demonstrationsobjekte benutzen, und da es sich bei der Untersuchung gewöhnlich um die Frage handelt, ob eine Zu- oder Abnahme von Stärke eingetreten ist, so kann man immer die früher hergestellten Objekte mit den späteren bequem vergleichen, nur müssen dieselben vorher immer hinreichend lange in derselben Jodlösung gelegen haben.

Bei der Jodprobe, wo es immer auf völlige Sättigung der kleinen Stärkekörnchen im Chlorophyll mit Jod abgesehen ist, nehmen dieselben nicht die bekannte blaue, sondern eine tiefschwarze Färbung an, indessen kann man, wenn es erwünscht sein sollte, nicht selten auch nach der Jodprobe die blaue Färbung hervorrufen, wenn man die Blätter einige Stunden lang in einem mit Wasser gefüllten Teller offen liegen läßt.

Bevor ich auf die eigentliche Anwendung der Jodprobe bei meiner Untersuchung eingehe, ist es vielleicht nicht ganz überflüssig, zweier Thatsachen zu erwähnen, die man ebenfalls bei Vorlesungen zur Demonstration benutzen kann. Man kann z. B. die Jodprobe dazu benutzen, die völlige Abwesenheit der Stärke in solchen Blättern zu demonstriren, die sich im Finstern vollständig entwickelt haben und dann bekanntlich gelb gefärbt sind. Ich habe in meinem Buche: »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« p. 498 ein Verfahren abgebildet, durch welches man bei Cucurbita etiolirte Blätter von einer Größe, die sich von der normaler grüner Blätter kaum unterscheidet, gewinnen kann; es interessirte mich, speziell in diesem Falle zu wissen, ob sich nicht etwa, von den grünen Blättern derselben Pflanze ausgehend, Stärke in diesen großen etiolirten Blättern ansammelt. Die Jodprobe zeigt aber, daß sie immer völlig frei davon sind, selbst dann, wenn

sich in dem finstern Raum eine Frucht von einigen (bis zwölf) kg Gewicht bildet, d. h. also, wenn von den grünen Theilen her eine sehr beträchtliche, 6—8 Wochen dauernde Einwanderung von Assimilationsprodukten in den etiolirten Theil der Pflanze stattfindet.

Einen besonders ansprechenden und lehrreichen Vorlesungsversuch kann man mit panachirten Blättern jeder beliebigen Art anstellen, um zu beweisen, daß bei der Jodprobe die Stärke ausschließlich in denjenigen Theilen der Blätter entsteht, welche Chlorophyll enthalten. Diese Stellen färben sich, wenn die Blätter am Licht assimilirt haben, bei der Jodprobe schwarz, wogegen die im lebenden Blatt farblosen oder doch chlorophyllfreien (chlorotischen) Stellen farblos bleiben, also keine Stärke enthalten. Sehr geeignet sind zu einem derartigen Versuch die bunten Blätter von Coleus, bei denen eine unendliche Mannigfaltigkeit der grünen, farblosen, rothen, gelben und braunen Stellen zu finden ist, und da die Blätter sehr zart sind, so kann man sie rasch extrahiren und in kurzer Zeit die Jodprobe selbst in der Vorlesung anstellen. Besonders geeignet sind solche Coleusblätter, die einen weißen, breiten Rand haben.

Noch schönere Präparate, aber erst nach längerem Liegen in Jodlösung geben die panachirten lederartigen Blätter von Sanchezia und Codiaeum variegatum, die sich besonders ihrer Haltbarkeit wegen zu längerer Aufbewahrung für spätere Demonstrationen eignen.

Schließlich noch einige Bemerkungen über die Auswahl der Blätter für die zu beschreibenden Beobachtungen. Es ist im Folgenden überall nur von völlig ausgewachsenen, durchaus gesunden und fehlerfreien Blättern die Rede, von Blättern, die als fertige und vollkräftige Assimilationsorgane der Pflanze funktioniren; die Vergleichung junger und alter, kranker oder sonstwie abnormer Blätter war gänzlich ausgeschlossen. Um mit Gewißheit sagen zu können, daß dasselbe Blatt z. B. bei Sonnenaufgang keine Stärke enthält, Nachmittags aber damit erfüllt ist, daß dasselbe Blatt am Vormittag gewöhnlich weniger als am Nachmittag enthält, um sicher zu sein, ob die vorhandene Stärke erst vor einigen Stunden entstanden ist, oder nicht etwa vom vorigen Tage her noch restirt u. s. w., hat man ein sehr einfaches Mittel, wenn man Stücke desselben Blattes zu verschiedenen Zeiten abschneidet und sofort der Jodprobe unterwirft. Gewöhnlich genügt es, zwei Beobachtungen an einem Blatt zu machen, und mit Rücksicht auf die Symmetrie, die sich auch betreffs der Assimilation im Blatt geltend macht, schneide ich zuerst die eine Längshälfte des Blattes mit sorgfältigster Schonung der Mittelrippe ab; die andere Hälfte der Lamina bleibt an dem Stiel und in Verbindung mit der Pflanze, um erst später der Beobachtung unterzogen zu werden; die zurückbleibende Hälfte wird durch das Abschneiden der anderen in ihrer Ernährungsfunktion durchaus nicht gestört; sie kann wochen- und monatelang gesund und frisch bleiben.

Es wäre durchaus unzweckmäßig, zuerst etwa die vordere Hälfte mit der Spitze, und später das Basalstück mit dem Stiel abzuschneiden, um die Stärkeveränderungen desselben Blattes durch die Jodprobe kennen zu lernen. Vielfache Erfahrung zeigte mir nämlich, daß die Stärke oft in der Blattspitze noch reichlich vorhanden ist, während die Basis der Lamina sich schon entleert hat.

Bei zusammengesetzten oder gefiederten Blättern (Kartoffel, Juglans, Ampelopsis u. s. w.) nehme ich zur Vergleichung zuerst die Foliola von einer Seite der Mittelrippe, und später die Foliola der andern Seite, oder auch Hälften derselben Foliola.

Gewöhnlich könnte man sich auch damit begnügen, zu verschiedenen Tageszeiten ganze, an einem Sproß benachbarte Blätter zu untersuchen, da sich dieselben meist ganz gleichartig verhalten. Trotzdem ist die angegebene Vorsichtsmaßregel doch nicht überflüssig, denn es kommen Fälle vor, wie ich namentlich bei Tropaeolum majus wiederholt fand, wo ganz gleichartig aussehende Blätter eines und desselben Sprosses sich doch ganz verschieden verhielten: das eine war an Stärke reich zu derselben Zeit, wo das andere stärkearm oder selbst stärkefrei war; in solchem Falle könnten bei Nichtbeachtung der angegebenen Methode große Irrthümer stattfinden.

§ 2. Stärkegehalt der Blätter zu verschiedenen Tageszeiten und bei verschiedenem Wetter.

Die im Folgenden angegebenen Temperaturen wurden an einem, nicht weit von den Versuchspflanzen, an einem Baume aufgehängten sehr großen Alkoholthermometer abgelesen; dasselbe, an der Nordseite eines Birkenstammes angeschraubt, konnte nur Nachmittags während kurzer Zeit von der Sonne getroffen werden, die Temperaturangaben werden davon aber nicht berührt.

Da ich früher gefunden hatte, daß die Stärke aus dem Chlorophyll der Blätter verschwindet, wenn man die Pflanzen längere Zeit in einem finstern Raume oder im tiefen Schatten wachsen läßt, und ebenso aus einzelnen Stellen von Blättern, die man durch Auflegen von Stanniol oder Papier verdunkelt hat, so war selbstverständlich zu erwarten, daß die bei Sonnenaufgang im Garten abgeschnittenen Blätter bei Anwendung der Jodprobe sich ärmer an Stärke zeigen würden, als am vorhergehenden Abend. Das bestätigte sich nicht nur, sondern meine Erwartung wurde weit übertroffen durch die Wahrnehmung, daß bei einer größeren Zahl von Arten die am Abend vorhandene Stärke während der Nacht vollständig verschwindet, so daß die Blätter bei Sonnenaufgang völlig stärkefrei sind. So fand ich es zwischen dem 20. Juni und 4. Juli, wo die Nächte sehr warm waren, bei Helianthus, Solanum, Nicotiana, Cucurbita, Humulus, Datura, Atropa, Phaseolus, Juglans, Vitis, Populus, Aesculus.

Die Präzision, mit der die Entleerung der Blätter im Laufe der wenigen Nachtstunden stattfindet, ist in der That überraschend, nicht minder aber die Energie, womit schon in den frühen Morgenstunden nach Sonnenaufgang die Stärkebildung im Chlorophyll wieder eintritt. Zuweilen findet man Blätter, die bei Sonnenaufgang zwischen 4 und 5 Uhr Morgens gänzlich stärkefrei waren, schon 2—3 Stunden später sehr reich an Stärke.

Anders verhält es sich in kühlen Nächten; manche Arten lassen auch bei niedriger Temperatur die Stärke aus ihren Blättern verschwinden, während andere nur theilweise oder gar nicht entleert werden. Am 8. August nach einer kalten Nacht fand ich bei Sonnenaufgang und bei einer Lufttemperatur von 9° C. die Blätter von Helianthus, Solanum, Datura, Atropa, Aesculus völlig entleert, d. h. stärkefrei, nachdem sie am vorhergehenden Abend sich als sehr stärkereich erwiesen hatten.

In derselben Nacht waren dagegen die Blätter von Phaseolus, Ampelopsis, Aristolochia zwar viel ärmer an Stärke als am Abend, aber doch nicht ganz entleert. In solchen Fällen ist gewöhnlich die Basis der Blattspreite stärker entleert als die Spitze. Die Blätter von Dioscorea Batatas waren am Morgen ganz erfüllt mit Stärke, besonders auffallend trat die Verschiedenheit am 3. August Morgens 5 Uhr bei 8° C. hervor: Helianthus war ganz entleert. Catalpa und Morus zeigten dagegen ihre Blätter noch ganz mit Stärke erfüllt.

Zur Vergleichung mit dem Verhalten der Blätter bei trübem, regnerischem, kaltem Herbstwetter (Temp. zwischen 6 und 11° C.) führe ich noch folgende Beobachtungen an. Den 1. Oktober fand ich 5 Uhr Abends in den Blättern von Kartoffel, Datura, Phaseolus, Vitis Labr., Helianthus, Juglans, Populus auf der Oberseite viel Stärke, bei Kürbis, Taback, Tropaeolum aber das ganze Mesophyll damit erfüllt. — Am 2. Oktober früh 6 Uhr bei 6° C. aber zeigte sich keine merkliche Entleerung beim Taback, sehr unvollkommene Entleerung (schwarze Wolken im Mesophyll) bei Juglans, Datura, Atropa, Phaseolus; wogegen eine vollständige Entleerung stattgefunden hatte bei Cucurbita, Tropaeolum, Helianthus, Kartoffel, Vitis Labr., Populus.

Die während der Nacht entleerten Blätter bilden während des Tages von neuem Stärke, die sich bei günstiger, aber nicht allzu hoher Temperatur (15—25° C.) mehr und mehr anhäuft, so daß man im allgemeinen die Blätter am Vormittag noch stärkearm, am Nachmittag stärkereich, am Abend so reich daran findet, daß sie bei der Jodprobe metallisch glänzend schwarz werden. Doch ist diese regelmäßige Zunahme nicht ausnahmslos: es ist mir vorgekommen, daß Blätter von Helianthus, die um 5 Uhr früh ganz stärkefrei waren, schon um 8 Uhr unter dem Einfluß kräftiger Morgensonne soviel Stärke enthielten, daß eine Vermehrung derselben kaum noch denkbar erschien.

Ein deutliches Bild der Vorgänge in ihrer Abhängigkeit von Wetter und Tageszeit werden folgende Beobachtungen geben.

Am 14. Juli hatten wir Nachts Regen gehabt, Tags immerfort dicke Wolken, wiederholt Regen, überhaupt sehr trübes Wetter bei 15—20° C. Die Blätter von Helianthus, Vitis, Solanum, Nicotiana, Cucurbita waren am Abend 5 Uhr so stärkereich, daß sie bei der Jodprobe kohlschwarz wurden. Die Assimilation war also selbst bei so trübem Wetter noch sehr kräftig, und in wie hohem Grade, leuchtet erst dann ein, wenn man bedenkt, wie wir weiter unten sehen werden, daß die vorhandene Stärke nur der Rest ist, der bei beständiger Fortführung aus dem Blatte übrig bleibt.

Am folgenden Morgen 5 Uhr bei 13° C. war die Stärke aus den Blättern von Cucurbita, Solanum, Helianthus vollständig verschwunden, wogegen in denen von Vitis eine geringe, an denen von Nicotiana gar keine Abnahme zu bemerken war.

Bis zum 17. Juli war das Wetter immer kalt und trübe, am 17. selbst regnete es fast den ganzen Tag und die Temperatur der Luft war um 3 Uhr Nachmittags nur 12° C.

Trotz dieser höchst ungünstig scheinenden Witterung enthielten die Blätter von Helianthus, Solanum, Cucurbita, Tropaeolum Abends 5 Uhr wieder sehr viel Stärke.

Am 3. August früh 5 Uhr bei 10° C. und Abends 6 Uhr bei 16° C. fand ich die Blätter von Helianthus Morgens ganz frei von Stärke, am Abend sehr reich, obgleich es während des ganzen Tages trübes und windiges Wetter war.

Am 16. August, nachdem früh 5 Uhr die Temperatur nur 10° C. gewesen, sich aber bis 9 Uhr bis 20° C. erhoben hatte, zeigte ein Blatt von Helianthus nur sehr wenig Stärke um 9 Uhr, obgleich es in den zwischenliegenden Morgenstunden hell und sonnig gewesen war. — Bis Nachmittag $^1/_2$4 Uhr war das Wetter trübe mit Wind und weißen Wolken, die Temperatur sank auf 17° C., drei Blätter verschiedener Sprosse derselben kräftigen Pflanze erwiesen sich nunmehr als sehr stärkereich, es hatte also von 9—$^1/_2$4 Uhr trotz des scheinbar ungünstigen Wetters doch noch kräftige Assimilation stattgefunden.

Am 18. August, nachdem bei Sonnenaufgang nur 8° C. gewesen, fand ich um 10 Uhr Morgens bei nunmehr 17° C. Blätter von Helianthus in der Nähe junger Blüthenköpfe an der Oberseite stärkearm, auf der Unterseite aber bereits stärkereich.

Besonderes Interesse dürfte folgende Beobachtung in Anspruch nehmen. Am 7. Oktober Morgens um 8 Uhr bei 1,5° C. (Abends vorher 5° C.) abgeschnittene Blatthälften von Helianthus, Kürbis, Vitis Labr. enthielten sehr wenig, kaum merkliche Spuren von Stärke. Am 7. Oktober selbst war das Wetter tagsüber sehr heiter, aber kühl: von 1,5° C. bei Sonnenaufgang stieg die Temperatur bis 9° C., um Abends auf 5° C. zu sinken; dennoch fand ich in den andern Blatthälften eine, wenn auch schwache, doch sehr

merkliche Zunahme [1]) an Stärke: die Jodprobe ergab bei Helianthus gleichmäßige schwärzliche Färbung, bei Kürbis am Rande keine Stärke, neben den Rippen kohlschwarze Färbung, bei Vitis Labr. gleichmäßig kohlschwarze Färbung. — Auf den 7. Oktober folgte nun eine kalte Nacht; um 6 Uhr früh (8. Oktober) stand das Thermometer auf 0°C. und alle der freien Strahlung ausgesetzten Kürbisblätter waren erfroren. Von zwei Helianthusblättern war trotzdem das eine ganz vollständig entleert, das andere beinahe; von zwei nicht erfrorenen Kürbisblättern ergab sich eines sehr stärkearm, das andere wenig entleert; ein erfrorenes Blatt erschien mit der Jodprobe schwarzfleckig, offenbar war es erst gegen Morgen dem Frost erlegen, nachdem die Auswanderung der Stärke bereits fortgeschritten war. — Bei Vitis Labr. war keine Verminderung der Stärke im Blatt zu bemerken, ebensowenig bei dem Taback, dessen Blätter am Morgen dieser kalten Nacht gar keine Verminderung der Stärke zeigten und kohlschwarz erschienen.

Es wäre sicherlich äußerst schwierig, sich durch mikrochemische Beobachtungen oder gar auf eudiametrischem Wege eine ebenso klare Vorstellung von den hier geschilderten Assimilationsvorgängen zu erwerben, wie dies durch die Jodprobe möglich ist.

Diese Beweglichkeit, dieses rasche Auftreten und Verschwinden der Stärke findet jedoch nur in den Blättern kräftig und normal vegetirender, namentlich solcher Pflanzen statt, an denen neue Sprossen oder Blüthen und Früchte sich entwickeln, oder wo wenigstens der Holzkörper des Stammes im kräftigen Wachsthum begriffen ist. Dagegen giebt es aber auch einen Zustand, wo Pflanzen scheinbar gesund, aber nicht, oder sehr schwach wachsend sich in einem Starrezustand befinden, in einem Zustand von Unthätigkeit der Blätter, deren Stärkegehalt alsdann wochenlang keinerlei Variationen zu erkennen giebt.

Diese Thatsache lernte ich zuerst im Juli 1882 bei sehr günstigem Wetter an mehreren Tabackpflanzen kennen, welche in kleinen Blumentöpfen eingewurzelt im Freien, später am Fenster standen und, obgleich zwerghaft, doch bereits blühreif waren. Ich hatte an einigen ihrer Blätter Stanniolbänder befestigt, um das Verschwinden der Stärke an diesen Stellen

---

1) Die mit der Stärkebildung im Chlorophyll ursächlich verbundene Sauerstoffabscheidung findet nach Boussingault (Comptes rend. Bd. 68 p. 410) schon bei 0,5—2,4°C., bei Wiesengräsern mit 1,5—3,5°C. statt; Heinrich fand das Minimum der Temperatur zur Abscheidung von Gasblasen für Hottonia palustris bei 2,7°C. Am 10. Oktober 1883 fand ich, daß Sprosse von Myriophyllum und Ceratophyllum, in Wasser von 3°C. liegend und von der Sonne beschienen, erst dann anfingen Blasen auszustoßen, als die Temperatur des Wassers langsam auf 7°C. gestiegen war. — Sprosse dieser Pflanzen, welche in Wasser von 14°C. lebhaft Gas absondern, hören sofort damit auf, wenn man sie in Wasser von 5—6 C. bringt, beginnen aber sogleich wieder, wenn man sie in das Wasser von 14°C. zurückversetzt.

in der Vorlesung zu demonstriren. Aber selbst nach 5—6 Tagen trat der gewünschte Erfolg nicht ein, während bei anderen kräftig wachsenden Pflanzen die Stärke unter dem Bleiband sehr bald verschwand. Ich vermuthete die Ursache des Mißerfolges in dem Umstand, daß bei der äußerst beschränkten Wurzelthätigkeit dieser Pflanzen die Wachsthumsvorgänge an den Sprossen sistirt und dementsprechend auch der Verbrauch und die Fortführung der Stärke aus den Blättern aufgehoben war.

Meine Erfahrungen im letzten Sommer lassen nun keinen Zweifel über die Richtigkeit dieser Annahme: während ich bei den im freien Land eingewurzelten und kräftig fortwachsenden Tabackpflanzen in den warmen Tagen des Juni und Juli den täglichen Wechsel im Stärkegehalt der Blätter vielfach beobachtete, hatte ich gleichzeitig mehrere Pflanzen derselben Art in ziemlich großen Blumentöpfen an den Fenstern stehen; sie waren anscheinend recht kräftig, fingen an zu blühen, besaßen 8—10 Blätter von 300—400 qcm Fläche, ohne jedoch ihre Achselsprosse zu entwickeln. Unter den an verschiedenen Blättern befestigten Stanniolbändern war aber selbst nach 8 Tagen noch keine Abnahme der Stärke zu bemerken, obgleich derselbe Versuch bei kräftigen Pflanzen im Freien in wenigen Stunden die Auflösung der Stärke ergab. — Eine der genannten Pflanzen wurde in einen finstern Raum gestellt, wo sie bei 16—22° C. acht Tage lang verweilte, ohne daß Wachsthum irgend welcher Theile zu bemerken war. Dementsprechend fand ich auch nach achttägiger Verdunkelung die Blätter noch so reich an Stärke, wie vor dem Versuch.

Aber keineswegs alle in Töpfen stehenden Pflanzen sind in dieser Weise unthätig: es kommt nur darauf an, ob wachsende Organe vorhanden sind, welche die assimilirte Stärke verbrauchen, den Abfluß derselben aus den Blättern möglich machen. So hatte ich im letzten Sommer eine Anzahl Helianthuspflanzen in Töpfen, welche in die Erde im Garten eingegraben waren; diese Pflanzen blieben zwar im Vergleich zu den im freien Land eingewurzelten sehr klein, aber ihre Achselsprosse und besonders ihre Blüthenköpfe entwickelten sich recht kräftig, und dementsprechend entleerten sich auch die kleinen Blätter während der Nacht, um sich während des Tages von neuem mit Stärke anzufüllen.

§ 3. Entleerung abgeschnittener Blätter bei Nacht.

Daß die am Tage durch Assimilation erzeugte Stärke im Chlorophyll der Blätter während der Nacht nicht nur aufgelöst, sondern daß das Lösungsprodukt auch aus den Blättern fortgeführt, in den Stamm hineingeleitet wird, ergiebt sich mit Bestimmtheit aus den Gewichtsveränderungen der Blätter, die ich später beschreiben werde, aber auch aus Wahrnehmungen, die sich mit Hilfe der Jodprobe ohne Gewichtsbestimmung gewinnen lassen, und von diesen will ich hier einige anführen. Offenbar sind es die dünnen,

im Mesophyll selbst ein Netzwerk bildenden Nerven, welche das Lösungsprodukt der Stärke aus dem Chlorophyll der Mesophyllzellen zunächst aufnehmen; durch sie wird es den vorspringenden dickeren Rippen, aus diesen der Mittelrippe, und dann dem Blattstiel zugeführt, um endlich in den Stamm überzutreten und dann weiter verbraucht zu werden.

In welcher Form das Lösungsprodukt innerhalb des Nervengewebes vorhanden ist und wandert, soll noch näher in Betracht gezogen werden; einstweilen wollte ich nur hervorheben, daß sowohl die dünnsten, wie auch die dicksten Nerven und Rippen während der Zeit der Entleerung der Blätter im Sommer bei der Jodprobe sich als farblos und durchscheinend zu erkennen geben, also jedenfalls keine oder sehr geringe Quantitäten von Stärke enthalten, die ihrerseits auch nur transitorischer Natur in dem schon früher von mir festgestellten Sinne sein könnte. Indessen giebt es auch Ausnahmen; die Nerven, besonders die stärkeren und vorspringenden der Blätter von Tropaeolum, werden bei der Jodprobe jederzeit tief schwarz, auch dann, wenn das Mesophyll selbst gar keine Stärke enthält, und zu solchen Zeiten, wo offenbar Auswanderung des Assimilationsproduktes aus den Blättern stattfindet. Etwas ähnliches fand ich bei Helianthus im Sommer nur in einigen Fällen, wo an abgeschnittenen Blättern das Mesophyll sich entleerte, ein Übertritt des Lösungsproduktes durch den Stiel in den Stamm aber unmöglich war; in diesem Falle wurde das Lösungsprodukt, da es nicht rasch genug fortgeführt werden konnte, in den Nerven transitorisch wieder in Stärke zurückverwandelt. Im normalen Verlauf der Vegetation im Sommer habe ich jedoch bei der täglich beobachteten Sonnenrose sowie bei anderen Pflanzen diese Erscheinung nicht wahrgenommen. Anders gestalten sich dagegen die Verhältnisse am Schluß der Vegetationszeit. Bei der schon oben erwähnten Untersuchung verschiedener Blätter am Abend des 1. und dem Morgen des 2. Oktobers färbten sich die Nerven und Rippen der Blätter bei der Jodprobe dunkel, selbst schwarz (so bei Atropa, Kartoffel, Datura, Taback, Phaseolus, Vitis, Juglans, Populus, Helianthus). [1])

Von 3 Helianthusblättern wurde am 8. August 6 Uhr Abends bei 20° C. je eine Längshälfte abgeschnitten und bei der Jodprobe so stärkereich befunden, daß metallisch glänzende Schwärzung eintrat. Von den restirenden Hälften, die also die Mittelrippe und den Stiel besaßen, wurde

a) eine an der Pflanze gelassen;
b) eine abgeschnitten, mit dem Stiel in Wasser gestellt und im Garten gelassen;
c) eine abgeschnitten, in Wasser gestellt und im Zimmer gelassen.

Um 5 Uhr früh am 9. August, also nach 11 Stunden, ergab sich:

1) Mit dieser Beobachtung stimmen meine Angaben über die herbstliche Entleerung der Blätter in Flora 1863 p. 214 ff.

a) die Stärke vollständig verschwunden;

b) noch stärkereich, aber doch viel weniger als am Abend;

c) noch stärkereich, besonders an der Blattspitze, die Basis der Lamina beinahe entleert.

Die Blatthälften *b* und *c* zeigen also, daß die Stärke nicht in normaler Weise auswandert, wenn das Blatt vom Stamm getrennt ist; dennoch wird ein beträchtliches Quantum aufgelöst; daß das Lösungsprodukt in die größeren Nerven und in den Blattstiel übergeht, ist schlagend durch folgenden Versuch bewiesen.

Am 10. August wurden um 5 Uhr Abends bei günstigem Wetter Blätter von Helianthus und Beta abgeschnitten und von jedem derselben verschiedene Stücke durch die Jodprobe als sehr stärkereich erkannt. Die abgeschnittenen Blätter wurden nun folgendermaßen behandelt:

a) je ein Blatt mit dem Stiel in Wasser gestellt (im Zimmer);

b) von je einem Blatt wurden Stücke der Lamina so ausgeschnitten, daß keine hervorspringenden Nerven dabei waren, und diese Stücke in einem großen Glascylinder von 8 Liter Raum, dessen Boden mit Wasser bedeckt war, aufgehängt.

Zunächst wurde nun am folgenden Morgen um 5 Uhr (bei 10° C.) constatirt, daß im Garten aus den an der Pflanze gelassenen Blättern die Stärke vollständig verschwunden war. — Ganz anders verhielten sich die Stücke *a* und *b* im Zimmer bei 16° C.:

a) Die Blätter mit Stiel im Wasser lassen eine deutliche Verminderung, aber keineswegs völlige Auflösung der Stärke im Mesophyll erkennen, besonders zu erwähnen ist dabei die Thatsache, daß die Nerven nunmehr stärkereich sind; das aus dem Mesophyll entleerte Lösungsprodukt der Stärke ist in den Nerven, da es nicht abfließen konnte, wieder in Stärke verwandelt worden.

b) Die von vorspringenden Nerven befreiten Mesophyllstücke, welche die Nacht in feuchter Luft zugebracht hatten, zeigten eine höchst unbedeutende Verminderung ihres Stärkegehaltes: die von Beta werden bei der Jodprobe beiderseits schwarz, doch nicht ganz so tief, wie am vorigen Abend; bei Helianthus wird die Oberseite ledergelb, die Unterseite schwarz.

Dieser einfache Versuch ergiebt also das wichtige Resultat, daß bei abgeschnittenen Blättern das Lösungsprodukt der Stärke aus dem Mesophyll in die dicken Nerven und in den Stiel wandert und in diesem, wenigstens zum Theil, wieder in Stärke zurückverwandelt wird.

Es ist noch zu bemerken, daß *a* und *b* zu diesem Zwecke 15 Stunden Zeit hatten, und zwar bei 16° C., während bei den Blättern an der Pflanze im Garten 12 Stunden bei einer auf 10° C. sinkenden Temperatur schon hinreichten, um die Stärke vollständig verschwinden zu lassen, d. h. in den Stamm überzuführen. Daß aber ein Theil der Stärke auch aus dem von den

vorspringenden Nerven isolirten Mesophyll verschwand, erklärt sich aus zwei Ursachen: 1. weil auch diese Stücke noch dünne Nerven enthielten, und 2. weil ein, wenn auch nur kleiner Teil der Stärke durch Athmung verloren geht.

§ 4. Auflösung der Stärke im Chlorophyll bei Sonnenlicht.

Daß die unter Zersetzung von Kohlensäure assimilirte Stärke aus dem Chorophyll der Blätter wieder verschwindet, wenn dieselben zwar dem Licht ausgesetzt sind, aber in einer kohlensäurefreien Luft nicht weiter assimiliren können, wurde schon von MOLL (Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg II, p. 110) vor mehreren Jahren konstatiert.

Aus Gründen, die weiterhin einleuchten werden, kam es mir darauf an, mich nochmals davon zu überzeugen, daß auch bei intensivem Sonnenlicht die Stärke im Chlorophyll aufgelöst und fortgeführt wird.

Am 14. August schnitt ich um 11 Uhr 30 Minuten von einem Helianthus 2 Blätter ab; im Zimmer wurde je die eine Längshälfte neben der Mittelrippe abgetrennt, und an dieser konstatirt, daß beide Blätter mit Stärke so beladen waren, daß die Jodprobe metallisch glänzende Schwärzung ergab; diese große Masse von Stärke war in den 6 Stunden von Morgens 5—11 Uhr gebildet worden. Die mit den Stielen versehenen Blatthälften wurden in je 1 Wassergefäß gestellt, dieses auf einen Teller, der mit starker Kalilauge gefüllt war, um die Luft in der darüber gestellten Glasglocke frei von Kohlensäure zu machen. Nur eine Stunde lang blieben die Apparate der Mittagssonne ausgesetzt, und die Jodprobe ergab dann, daß in dieser kurzen Zeit die Stärke aus der Oberseite der Blätter gänzlich, aus der Unterseite beinahe, aber nicht ganz verschwunden war.

Dieses überraschende Resultat war aber offenbar der sehr hohen Temperatur im Raum der Glasglocke zuzuschreiben; es war in einer Stunde bei hoher Temperatur fast all die Stärke aufgelöst, die vorher in 6 Stunden bei einer geringen Temperatur gebildet worden war. Würde auch bei gewöhnlicher Sommertemperatur die Stärke ebenso rasch aufgelöst, so könnte man niemals Stärke in den Blättern nachweisen; daß letzteres aber möglich ist, kommt offenbar nur daher, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen im Freien die Bildung der Stärke rascher als ihre Auflösung fortschreitet. Genauere Einsicht in den Vorgang gewährt folgender Versuch.

Am 18. August war der Morgen um $^{1}/_{2}$6 Uhr sehr kühl, nur 8° C.; doch stieg die Temperatur bis 10 Uhr auf 15° C. bei hellem Sonnenschein. Neben einer kräftigen Sonnenrose im Garten wurde ein großer Glaskäfig von ca. 180 Liter Inhalt aufgestellt, dessen unterer Rand auf einem Untersatz von Zink ruhte und hier mit Wasser abgesperrt war. Auf einem Stativ innerhalb des Käfigs war ein Teller mit starker Kalilauge so aufgestellt, daß er ungefähr in der Mitte der Höhe sich befand; daneben war auch ein

Thermometer im Käfig aufgehängt. Ein kräftiger, etwa 1 m langer reich belaubter Seitensproß der Pflanze wurde nun mit seinem Gipfel, der einen jungen Blüthenkopf trug, durch das 5 cm weite Loch oben am Käfig in diesen so hineingesteckt, daß 4 Blätter mit eingeführt wurden. Mittelst eines halbirten, durchbohrten Korkes wurde der in den Käfig hineingebogene Sproßgipfel in der Öffnung befestigt.

Von jedem der 4 Blätter war vorher die eine Längshälfte abgeschnitten worden, um zu konstatiren, daß bei Anfang des Versuches um 10 Uhr 15 Min. sehr viel Stärke vorhanden war, wenn auch nicht gerade das Maximum.

Während der nun folgenden Versuchszeit schien die Sonne, der Himmel war zum Theil blau, theils mit leuchtend weißen Wolken bedeckt. Die Temperatur stieg im Käfig um 12 Uhr Mittags auf 23° C., nachher aber bis 3 Uhr sogar bis 37° C.

Um 11 Uhr 30 Min., also $1^1/_4$ Stunde nach Anfang des Versuchs, wurde das älteste der 4 in den Käfig eingeführten Blätter abgeschnitten, was mit Hilfe einer an der Seite des Käfigs angebrachten Glasthür leicht und rasch zu bewerkstelligen war. Die Jodprobe ergab jetzt noch keine merkliche Abnahme des Stärkegehalts.

Um $12^3/_4$ Uhr (also nach $2^1/_4$ Stunden) fand ich dagegen an dem nächst jüngeren Blatt die Stärke schon sehr vermindert.

Um $3^1/_4$ Uhr (also nach 5 Stunden) wurden die beiden jüngsten, aber auch schon ausgewachsenen Blätter im Käfig untersucht und die Jodprobe ergab, daß das eine völlig stärkefrei, das andere nur an der Spitze noch ein wenig stärkehaltig war.

Es hatte also bei einer von 23° C. bis auf 37° C. steigenden Temperatur 5 Stunden gedauert, bis diejenige Stärke aufgelöst und fortgeführt war, die sich vorher in etwa $5^1/_2$ Stunden (von Sonnenaufgang bis $10^1/_4$ Uhr) bei 8—15° C. gebildet hatte. Es ist daraus zu schließen, daß bei geringerer Temperatur, etwa bei 15—20° C., die Auflösung der Stärke langsamer fortgeschritten wäre, und daß man dann nach 5 Stunden noch einen Rest der assimilirten Stärke vorgefunden hätte.

Die durch die beschriebenen Versuche begründete Annahme, daß gleichzeitig mit der Assimilation auch eine beständige Auflösung von Stärke und Fortführung derselben aus dem Blatt vor sich geht, und daß dies um so energischer geschieht, je höher die Temperatur ist, wird auch durch das Verhalten der Pflanzen in freier Luft bei sehr hoher Sommertemperatur bestätigt.

So beobachtete ich wiederholt, daß an sehr heißen Nachmittagen bei 30—35° C. die Blätter von Helianthus weniger Stärke enthielten, als Vormittags, oder selbst Morgens um 8 Uhr; wogegen bei gewöhnlicher Sommerwärme von 20—25° C. das Stärkequantum in den Blättern vom Morgen bis Abend stetig zunimmt.

Am 2. Juli fand ich Nachmittags 4 Uhr bei 33° C. die Blätter von Tropaeolum (mit Ausnahme der Nerven) ganz frei von Stärke, während ich sie am selben Platze am 9. Juli 6 Uhr Abends bei 27° C. im Schatten ganz mit Stärke erfüllt antraf.

Bei der hohen Temperatur des 2. Juli Nachmittags 4 Uhr bei 33° C. fand ich auch die Blätter von Nicotiana beinahe stärkefrei, während dieselben sonst bei 15—25° C. um diese Tageszeit reichlich mit Amylum versehen sind. Auch am 3. Juli bei noch größerer Hitze um 5 Uhr war die Stärke aus den Tabackblättern verschwunden; als ich am 5. Juli, nachdem die Temperatur herabgegangen und Gewitter mit Regen eingetreten war, die anderen Hälften derselben Blätter untersuchte, fand ich reichlich Stärke in ihnen.

§ 5. Was wird aus der Stärke, wenn sie aus dem Chlorophyll der Blätter verschwindet, und wie findet die Auflösung statt?

Ein verhältnißmäßig nur kleiner Theil der assimilirten Stärke wird durch Athmung im gewöhnlichen Lauf der Dinge wirklich und vollständig zerstört, ihr Kohlenstoff in Form von Kohlensäure ausgeathmet; der Gewichtsverlust beträgt pro 100 g Trockensubstanz, d. h. für ca. 2 qm Blattfläche nach WEBER (l. c. p. 349) bei Helianthus, Tropaeolum, Ricinus, Phaseolus binnen 24 Stunden 3—4 g, und ungefähr ebensoviel bedeutet es, wenn MÜLLER-Thurgau für 100 Weinblätter in 24 Stunden einen Athmungsverlust von 3—4 g angiebt; diese Zahlen gelten für gewöhnliche Sommertemperatur; mit zunehmender Höhe der Temperatur wird bekanntlich die Athmung energischer und bei 0° sinkt sie auf ein äußerst Geringes herab. Wir werden aber weiterhin sehen, daß im Laufe von 15 Tagesstunden mehr als 20 g Stärke pro 1 qm durch Assimilation erzeugt und während 24 Stunden in den Stamm übergeführt werden.

Der bei der Athmung nicht zerstörte beträchtliche Rest von assimilirter Stärke, aus welchem eben der ganze Pflanzenkörper sich aufbaut, wandert aus den assimilirenden Zellen der Blätter aus, nachdem er sich in ein Lösungsprodukt umgewandelt hat, welches im stande ist, durch das Gewebe der Nerven und Blattstiele sich fortzubewegen. Die Frage ist nun, welche chemische Beschaffenheit dieses Lösungsprodukt besitzt. Nach Allem, was wir auf diesem Gebiet bereits wissen, kann es kaum zweifelhaft sein, daß aus der assimilirten Stärke der Chlorophylkörner meist Zucker entsteht, der in den Stamm wandert und gelegentlich wieder in Stärke transitorisch oder dauernd verwandelt wird, oder im Stoffwechsel der Pflanze ganz andere chemische Formen annimmt.

In manchen Fällen, wie ich schon vor 22 Jahren auf mikrochemischem Wege nachgewiesen habe, ist es leicht, sich von der Richtigkeit des eben gesagten zu überzeugen, und besonderen Werth lege ich in dieser Bezie-

hung auf folgende Angabe von Müller-Thurgau[1]: »daß die Stärke, bevor sie weggeführt oder verathmet wird, sich in Zucker verwandelt, ergiebt sich aus folgenden Versuchen. Rießlingblätter, welche ca. 2% Zucker und 2% Stärke enthielten, wurden abgeschnitten, mit dem Stiel in Wasser gesetzt und in einen Raum mit einer Temperatur von 0° gebracht. Nach 9 Tagen war die Stärke bis auf Spuren verschwunden. Da jedoch bei 0° die Athmung eine sehr geringe ist, so konnte der daraus entstandene Zucker nicht verbraucht werden, und mußte sich also größtentheils noch in den Blättern vorfinden, die in der That auch am Ende des Versuchs einen Zuckergehalt von fast 4% zeigten«.

Aber so gut geht es nicht immer und zuweilen ist man in Verlegenheit zu sagen, was aus der großen Masse verschwundener Stärke wird. Denen, die sich mit der Sache näher befassen wollen, öffnet sich hier ein fruchtbares Feld der Beobachtung, wie man aus folgenden Wahrnehmungen schließen kann.

Am 14. Juli Abends 5 Uhr, nachdem das Wetter den Tag über trüb, selbst regnerisch bei 16—22° C. gewesen war, wurden Blätter von Vitis Labrusca im Freien abgeschnitten und sofort 1/2 Stunde lang gekocht; es war unmöglich, in dem vorläufig gereinigten Dekokt mit der Fehling'schen und Trommer'schen Probe auch nur eine Spur von Zucker nachzuweisen; wurde derselben Flüssigkeit jedoch etwa 1 pro Mille Traubenzucker zugesetzt, so trat die bekannte Reaktion sofort ein, zum Beweis, daß das Dekokt der Blätter, welches stark eingeengt war, keine nachweisbaren Spuren von Zucker enthielt.

Am 23. Juli dagegen Abends 4 Uhr (18—20° C.) gaben 3 andere Blätter von derselben Vitis eine sehr reichliche Zuckerreaktion.

Besondere Beachtung verdient die Thatsache, daß es weder am 14. noch 23. Juli möglich war, eine deutliche Zuckerreaktion in dem auf etwa 40 ccm eingeengten Dekokt von 50 Kartoffelblättchen nachzuweisen. Zu dieser Zeit befanden sich die Pflanzen im lebhaftesten Wachsthum, und möglicherweise wurde der durch Lösung der Stärke entstandene Zucker so rasch aus dem Mesophyll entfernt, daß für die Nachweisung im Dekokt nichts übrig blieb. Am 16. September dagegen, als dieselben Pflanzen zu wachsen aufgehört hatten, wenigstens keine neuen Blätter mehr bildeten, fand ich früh um 8 Uhr in den Blattflächen selbst, wenn auch nicht viel, so doch deutlich Zucker, in den Blattstielen und Stengeltheilen sogar recht beträchtliche Quantitäten.

Das Dekokt von 3 großen Helianthusblättern, auf ca. 100 ccm eingeengt, gab am 23. Juli nur sehr schwache Zuckerreaktion, ebenso das von 2 Kürbisblättern. Auch der Müller'sche Versuch mit den eben genannten

1) In dem Bericht des Weinbaukongresses zu Dürkheim 1882.

Pflanzen ergiebt nicht immer eine Anhäufung von Zucker, obgleich die Jodprobe das Verschwinden der Stärke anzeigt.

Am 1. August waren früh 5 Uhr einige Kürbisblätter abgeschnitten und mit den Stielen in Wasser gesetzt worden, sie enthielten um diese Zeit noch ziemlich viel Stärke und blieben 40 Stunden lang im Dunkeln stehen. Das Dekokt der Blattflächen ohne die dicken Nerven zeigte aber kaum Spuren von Zucker.

Drei Blätter von Helianthus, am 4. August Abends in sehr stärkereichem Zustand abgeschnitten, und dann 12 Stunden lang über Nacht im Wasser gestanden, ergaben in dem stark konzentrirten Dekokt nur Spuren von Zucker, während ein Zusatz von 1—2 pr. Mille Traubenzucker zu dem Dekokt sofort reagirte.

Am 12. August schnitt ich Blätter von Rheum officinale Abends 5 Uhr in sehr stärkereichem Zustand ab, und stellte sie über Nacht 15 Stunden lang in einen dunklen Raum. Dann wurde das Mesophyll von den dickeren Blattrippen abgeschnitten und beides gesondert auf Zucker untersucht: das Mesophyll sowohl wie die Rippen enthielten sehr deutlich, wenn auch nur geringe Quantitäten von Zucker, und ebenso verhielten sich Blätter von Rheum, welche am 19. August früh 6 Uhr abgeschnitten und sofort untersucht wurden.

Jedenfalls zeigt sich also, daß für gewöhnlich, zumal bei so rüstig vegetirenden Pflanzen, wie Kartoffel, Kürbis und Sonnenrose, keine oder nur sehr kleine Quantitäten von Zucker in den Blättern nachweisbar sind zu Zeiten, wo die Stärke nachweisbar verschwindet, was besonders dann auffällt, wenn bei abgeschnittenen Blättern das Lösungsprodukt nicht entweichen kann. Es ist nicht daran zu denken, daß die Athmung allein den Stärkeverlust decken könnte; auch würde sich dies, was ich leider aus Mangel an Zeit nicht thun konnte, mit Hilfe der weiter unten zu beschreibenden Gewichtsbestimmung mit Sicherheit konstatiren lassen.

Wir wissen nicht, ob die Auflösung der Stärke im Chlorophyll durch eine dem Chlorophyllkorn selbst innewohnende Kraft bewirkt wird, oder ob ein besonderes diastatisches Ferment die Stärke in Zucker verwandelt; jedenfalls läßt sich aber experimentell zeigen, daß die im Chlorophyllkorn eingeschlossene Stärke durch Diastase saccharifizirt und extrahirt werden kann.

Am Abend im Juli abgeschnittene Blätter von Tropaeolum, Solanum, Cucurbita, Helianthus wurden an den abgeschnittenen Stücken zunächst als sehr stärkereich erkannt, und dann mit kochendem Wasser und Alkohol extrahirt, der Alkohol mit Wasser ausgelaugt. Darauf wurden die Blätter 16—24 Stunden lang in eine frisch aus Malz bereitete Diastaselösung gelegt und mehrere Stunden lang darin auf 40—50° C. erwärmt. Als diese Blätter ausgewaschen und dann in Jodlösung gelegt wurden, trat keine

Stärkereaktion mehr ein, aber sonderbarerweise wurden auch hier wieder die Nerven von Tropaeolum schwarz.

Indessen, wie gesagt, bedürfen alle diese Wahrnehmungen weiterer Untersuchung, und ich habe sie hier nur als gelegentliche Erfahrungen mit angeführt.

§ 6. Gewichtsbestimmung der assimilirten und der ausgewanderten Stärke.

Als ich im Juni wahrnahm, wie ein Blatt am Abend mit Stärke so beladen sein kann, daß es bei der Jodprobe tief schwarz und metallisch glänzend erscheint, während es bei Sonnenaufgang keine Spur davon besitzt, durfte ich mir sagen, daß bei so beträchtlichem Unterschiede auch Gewichtsdifferenzen von beträchtlicher Höhe sich ergeben würden, und daß es sich dabei nicht bloß um Zahlen von zweifelhaftem Werthe handeln könne.

Erwägungen allgemein physiologischer Natur, die in dem Satze gipfeln, daß es bei den chlorophyllhaltigen Blättern vor allem auf die Flächenausbreitung, nicht aber auf ihr Gewicht ankommt, worauf ich schon bei den Weber'schen Untersuchungen Werth gelegt hatte, stellte ich die Frage nicht dahin: wie viel von dem Trockengewicht der Blätter sich als Stärke zu erkennen giebt, sondern die Frage lautete: wie viel Stärke kann in einem Quadratmeter Blattfläche einer Pflanzenart unter bestimmten Bedingungen in einer Zeiteinheit erzeugt, oder aufgelöst und fortgeschafft werden?

Es kam also zunächst darauf an, mit genau bekannten Blattflächen zu arbeiten. Die bei mir von Weber ausgeführten Untersuchungen hatten aber gezeigt, wie zeitraubend und mühsam es ist, die Flächenräume ganzer Blätter zu messen, was durch den unregelmäßigen Umriß derselben verursacht wird.

Ich schlug daher ein ganz anderes Verfahren ein, welches sich ebenso sehr durch seine Genauigkeit, wie durch seine Einfachheit und den geringen Zeitverlust empfiehlt. Es handelt sich eben nur darum: Stücke der Blattflächen von beliebiger, aber bekannter Größe herauszuschneiden, und ihr Trockengewicht zu bestimmen.

Zu diesem Behuf schnitt ich mir aus Holzbrettchen von 3 mm Dicke zwei Stücke so heraus, daß das eine genau 10 cm lang und 10 cm breit war, also 100 qcm Fläche hatte; das andere war 10 cm lang und nur 5 cm breit, hatte also 50 qcm Fläche.

Die zu untersuchende Längshälfte eines Blattes wird nun auf einem Zeichenbrett flach ausgebreitet, die Unterseite nach oben gekehrt, um die vorspringenden Nerven besser zu sehen. Sodann lege ich eines der Brettchen so auf die Lamina, daß die stärkeren vorspringenden Rippen möglichst ausgeschlossen sind, was deshalb wünschenswerth ist, weil die Rippen in

diesem Falle nur als träge Masse gelten können; denn es handelt sich um die Gewichtsveränderung des Mesophylls, in welchem freilich noch immer viele kleinere Nerven verlaufen.

Je nach der Entfernung der großen Blattrippen unter sich, und je nach der Größe des Blattes selbst konnte bald das größere bald das kleinere Brettchen als Schablone benutzt werden. Auch wurde darauf geachtet, daß bei der vergleichenden Untersuchung der beiden Hälften eines Blattes die Schablonen in symmetrischer Lage aufgelegt wurden, was übrigens durch den Verlauf der größeren Nerven in den beiden Blatthälften sich beinahe von selbst ergiebt. Es wurden also von den beiden Blatthälften jedesmal symmetrisch gleiche Stücke untersucht.

Nachdem nun die betreffende Blatthälfte auf dem untergelegten Brett sorgfältig flach gestrichen ist, drückt man das Schablonenbrettchen mit der linken Hand fest auf die Lamina und fährt mit einem sehr scharfen Skalpell mit dünner Klinge an den 4 Seiten desselben hin wie an einem Lineal, so dass ein dem Brettchen gleich großes Stück der Lamina herausgeschnitten wird, wobei man besonders auf die Ecken Acht geben muß.

Bei den großen Blättern der Sonnenrose, des Kürbis, des Rhabarbers kann man auf diese Art 200—300 qcm aus der halben Lamina herausschneiden.

Der Fehler beträgt bei sorgfältigem Schneiden nur wenige Quadratmillimeter, also nur einige Zehntausentel des ganzen ausgeschnittenen Stückes, was bei der Natur der Untersuchung gar nicht in Betracht kommt.

Die so herausgeschnittenen Stücke der Lamina werden nun zur Untersuchung der im Blatt stattfindenden Gewichtsveränderung benutzt. Aber auch die wegfallenden, meist sehr umfangreichen Stücke des Blattes finden zweckmäßige Verwendung; sie werden sofort in kochendes Wasser gelegt und der Jodprobe unterworfen. Man hat auf diese Art ein Mittel, die zu erwartenden Ergebnisse der Wägung vorauszusehen, indem man findet. ob diese große oder kleine Differenzen ergeben wird. Die Erfahrung zeigt, daß die Resultate der Gewichtsbestimmung mit denen der Jodprobe immer parallel gehen, wodurch auch die Brauchbarkeit der letzteren im Sinne der vorausgehenden Paragraphen bewiesen wird.

Die herausgeschnittenen, viereckigen Blattflächenstücke werden nun, um einen Gewichtsverlust durch Athmung bei langsamer Trocknung zu vermeiden, rasch getödtet. Ich lege dieselben zu diesem Zweck auf ein Sieb von weitmaschigem Stramin, der auf einen Metallrahmen gespannt ist. Dieses Sieb wird über eine große, mit heftig kochendem Wasser gefüllte Schale gestellt, so daß der heiße Dampf die Blattstücke auf dem Sieb 4—5 Minuten lang trifft. Sie werden sofort schlaff, sehen aus wie gekocht; ein Gewichtsverlust, der bei etwaigem Eintauchen in kochendes Wasser stattfinden könnte, wird aber auf diese Art vermieden.

Die getödteten Blattstücke bleiben auf dem Straminsieb liegen, welches nun an einem, womöglich sonnigen, offenen Fenster aufgehängt wird, indem man zugleich durch Öffnung anderer Fenster für kräftige Zugluft sorgt. So trocknen die Blattstücke sehr rasch; in 4—6 Stunden am Tage, Nachts freilich erst in 10—15 Stunden, sind sie in dem Grade lufttrocken, daß man sie leicht zu feinstem Pulver zerreiben kann. Dieses fülle ich in eine Schachtel von sehr dünnem Messingblech, die nun in den Trockenofen gestellt wird. Vor jeder Wägung wird der ganz dicht anschließende Blechdeckel aufgesetzt; man läßt bis zur Zimmertemperatur abkühlen und macht dann die Wägung in gewohnter Weise.

Dieses Verfahren bezweckt, die Aufnahme hygroskopischen Wassers während der Wägung zu vermeiden; bei einiger Übung kann man jedoch die lufttrocken gewordenen Stücke, die sich dabei außerordentlich kontrahirt haben, auch als solche im Apparat bei 100° trocknen und pure auf die Wagschale legen, was den Vortheil hat, daß bei sorgfältiger Aufmerksamkeit auch nicht der geringste Substanzverlust stattfindet.

Die Resultate der Wägung werden jedesmal auf 1qm Blattfläche berechnet; es ist daher erwünscht, nicht allzu kleine Bruchstücke derselben zur Wägung zu wählen. Ich habe 400—500, je nach Umständen auch 600—1400 qcm zur Wägung benutzt, so daß die kleinen Wägungsfehler bei der Berechnung auf 1qm keine große Steigerung durch Multiplikation erfahren.

Wichtig ist es dagegen, die Zeitpunkte der Untersuchung genau festzustellen und letztere ohne Zeitverlust an den Blättern vorzunehmen.

Diese Methode, das Flächengewicht der Blätter zu verschiedenen Zeiten zu beobachten, gewährt den Vortheil, daß sie ausschließlich auf das Trockengewicht einer gegebenen Blattfläche Rücksicht zu nehmen braucht, wobei das wechselnde Frischgewicht derselben ganz gleichgültig bleibt; nur muß man Rücksicht darauf nehmen, daß nicht etwa straffe, turgeszente Blattstücke in dem einen Fall, und schlaffe, welke im andern verglichen werden, weil bei den welken die Blattfläche sich kontrahirt, also kleiner und relativ reicher an Trockengewicht werden muß.

Die Anwendung meines Verfahrens verlangt große Blätter; es hätte keinen Sinn, aus kleinen Blättern von 10—20 qcm einzelne Stücke herauszuschneiden, weil dann die wesentlichsten Vortheile des Verfahrens verloren gehen.

Dementsprechend mußte ich mich auch auf die Untersuchung einiger Pflanzenarten beschränken, welche, wie die Sonnenrose, der Kürbis, der Rhabarber, durch große Blattflächen sich auszeichnen, und zugleich boten dieselben den Vortheil dar, daß bei ihnen die Assimilation offenbar sehr ausgiebig ist; im Laufe von 100 Tagen können Sonnenrosen bis 1500 g, Kürbispflanzen noch weit mehr Trockengewicht ansammeln, woraus zu schließen ist, daß durchschittlich an einem Tage 15—20 g Stärke gebildet werden müssen, an langen, günstigen Sommertagen aber noch mehr.



Mir kam es aber eben nicht darauf an, eine mittlere Durchschnittszahl für die Assimilationsgröße, wie es bei den Weber'schen Untersuchungen der Fall war, zu gewinnen, sondern vielmehr darauf, zu erfahren, was an einem einzelnen, besonders günstigen Sommertag geleistet werden kann. Für die Theorie haben immer die Maximalleistungen der Pflanze einen ganz besonderen Werth, an ihnen läßt sich am besten die Richtigkeit einer Theorie prüfen: so ist es bei der Transpiration und der Geschwindigkeit der Wasserströmung in den Holzzellwänden, und so auch hier. Wie in der Industrie können auch sehr geringe physiologische Leistungen auf sehr verschiedenem Wege, bedeutende und ausgiebige aber nur auf einem ganz bestimmten zu stande kommen; und eben diesen hat die Theorie festzustellen.

Nach der ausführlichen Beschreibung der Beobachtungsmethode darf ich nun die einzelnen Versuche in übersichtlicher Kürze darstellen. Daß die Zahl derselben keine größere ist, wurde vorwiegend durch Mangel an Zeit, aber auch dadurch veranlaßt, daß die Untersuchung eine sehr große Zahl der besten Blätter erfordert hatte, so daß gegen Ende August der Vorrath erschöpft war.

Gerade für die Gewichtsbestimmungen dürfen nur ganz fehlerfreie, gesunde Blätter benutzt werden, auch darf man nicht etwa Blätter von Hauptsprossen mit denen der Nebensprosse vergleichen. Eine besondere Schwierigkeit entsteht aus dem häufigen Vorkommen von Löchern und kleinen trockenen Flecken auch an sonst ganz gesunden Blättern, wodurch diese für meine Methode vielfach unbrauchbar werden.

A. Auswanderung der Stärke bei Nacht.

I. Helianthus annuus.

22. Juli Abends 7 Uhr Blatthälften abgeschnitten; Tagsüber weiße Wolken, gelegentlich Sonnenschein, 15—28° C.

23. Juli früh 5 Uhr (10 Stunden Nacht, 10° C.).

Die Jodprobe ergiebt, daß die Blätter am Abend sehr stärkereich, am Morgen fast stärkefrei sind. Sowohl am Abend, wie am Morgen wurden je 500 qcm ausgeschnitten:

500 qcm wiegen trocken:

am Abend	4,022 g
am Morgen . . .	3,540 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

am Abend	80,44 g
am Morgen . . .	70,80 g
In 10 Stunden ausgewandert . .	9,64 g.

In einer Nachtstunde pro 1 qm 0,964 g Stärke ausgewandert.

II. Cucurbita Pepo.

30. Juli Abends 6 Uhr 30 Minuten nach schönem, normalem Sommertag; Vormittag weiße Wolken, Nachmittag Sonnenschein, 20—25° C.

31. Juli früh 5 Uhr 10° C., Nachts Regen (10½ Stunde).

Die Jodprobe ergiebt sehr viel Stärke am Abend, einen kleinen Rest am Morgen.

Untersucht werden je 600 qcm.

600 qcm wiegen trocken:

am Abend	3,595 g
am Morgen . . .	3,077 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

am Abend	59,92 g
am Morgen . . .	51,22 g
In 10½ Stunden ausgewandert .	8,70 g.

In einer Nachtstunde pro 1 qm sind 0,828 g Stärke ausgewandert.

B. Am Tage assimilirte Stärke.

a) Blätter an der Pflanze.

III. Helianthus annuus.

13. August früh 5 Uhr wurden 7 Blatthälften einer großen Pflanze abgeschnitten. — Gestern Abend 15°, früh 6 Uhr nur 7° C. Um 8 Uhr 30 Minuten wird konstatirt (bei 12,5° C.), daß ein anderes Blatt derselben Pflanze, welches um 5 Uhr ganz stärkefrei war, bei der Jodprobe metallisch glänzend schwarz wurde; die Assimilation an der Morgensonne von 5—8 Uhr war also höchst ergiebig. An demselben Tage um 3 Uhr Nachmittags werden die andern 7 Blatthälften abgeschnitten. Es war beständig sonnig heiteres Wetter mit blauem Himmel. — Die Temperatur stieg bis 25° C.

Von jeder Blatthälfte wurden 100 qcm ausgeschnitten, also am Morgen und Nachmittag je 700 qcm untersucht. Die Jodprobe der Abfälle zeigt die Blätter Morgens 5 Uhr ganz stärkefrei, Nachmittags 3 Uhr sehr stärkereich.

700 qcm wiegen trocken:

früh 5 Uhr	3,054 g
Nachmittags 3 Uhr .	3,693 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

5 Uhr früh . . .	43,62 g
3 Uhr Nachmittags .	52,76 g
Zunahme an Stärke in 10 Stunden .	9,14 g.

In einer Tagesstunde pro 1 qm 0,914 g Gewichtszunahme.

IV. Cucurbita Pepo.

21. August 9 Uhr früh werden von 7 Blättern Längshälften abgeschnitten bei Sonnenschein und 18° C. Am selben Tag um 12 Uhr, also nach

3 Stunden bei 24° C. und nachdem beständig Sonnenschein geherrscht, werden die 7 andern Blatthälften geerntet.

Aus jeder Blatthälfte werden 200 qcm ausgeschnitten, also am Morgen und Mittag je 1400 qcm untersucht.

Die Jodprobe ergab während der 3 Stunden eine sehr merkliche Zunahme an Stärke.

1400 qcm wiegen trocken:

früh 9 Uhr	. . .	7,880 g
Mittags 12 Uhr	. .	8,167 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

früh 9 Uhr	. . .	56,30 g
Mittags 12 Uhr	. .	58,33 g
Zunahme in 3 Stunden	. . . .	2,03 g.

1 qm Blattfläche gewann in einer Stunde 0,68 g.

V. Rheum officinale.

19. August früh 6 Uhr bei 10° C. 3 Längshälften von Blättern geerntet.

An demselben Tag um 11 Uhr Vormittag bei 20° C. und herrschendem Sonnenschein wurden die andern Hälften geerntet.

Aus jeder Blatthälfte wurden 400 qcm ausgeschnitten, also im Ganzen jedesmal 1200 qcm untersucht.

Die Jodprobe ergab in den 5 Stunden eine beträchtliche Stärkezunahme, ohne daß das Maximum erreicht war.

1200 qcm wiegen trocken:

früh 6 Uhr	. . . .	4,128 g
um 11 Uhr	. . .	4,520 g

1 qm Blattfläche wiegt also trocken:

früh 6 Uhr	. . . .	34,40 g
um 11 Uhr	. . .	37,66 g
In 5 Stunden wurden assimilirt	.	3,26 g.

In einer Stunde in 1 qm 0,652 g Gewichtszunahme.

b) abgeschnittene Blätter in Wasser gesetzt.

Die Blätter wurden in diesem Falle an der Basis des Stiels vom Stamm getrennt, und nachdem die eine Längshälfte der Lamina abgeschnitten war, die andere mit dem Stiel in eine enghalsige Wasserflasche gestellt. Diese Gefäße wurden im Garten so aufgestellt, daß sie während der Versuchszeit von keiner Seite beschattet wurden.

Die Gewichtszunahme war in diesem Falle bei weitem größer, als wenn die Blätter am Stamme saßen, was sich meiner Erwartung entsprechend einstellte, da in diesem Fall ein Abfluß der assimilirten Stärke in den Stamm während der Versuchszeit nicht eintreten konnte; es mußte also eine größere

Masse als im normalen Fall sich ansammeln, worauf ich im folgenden Paragraphen ausführlicher zurückkomme.

VI. Helianthus annuus.

6. August 5 Uhr früh wurden bei 15° C. und leichtem Regen 8 Blätter von den Hauptstämmen dreier großer Pflanzen abgeschnitten, im Zimmer in Wasser gestellt und um 8 Uhr früh zum Versuch benutzt, d. h. es wurde von jedem Blatt eine Längshälfte genommen, aus jeder derselben 100 qcm herausgeschnitten, also 800 qcm für den Versuch genommen.

Die noch mit dem Stiel versehenen Hälften wurden wie oben erwähnt behandelt und blieben bis 2 Uhr 45 Minuten im Garten stehen. Das Wetter war seit 8 Uhr trüb und feucht, um 11 Uhr wurde es heller bei 17° C., dann bis 2$^3/_4$ Uhr weiße Wolken, hell, 25° C.

Eine der 8 Blatthälften wurde, weil sie gewelkt hatte, von der weiteren Untersuchung ausgeschlossen; die andern 7 wurden, um sie turgeszent zu machen, $^1/_2$ Stunde ganz in Wasser gelegt.

Es kamen zur Untersuchung 800 qcm 8 Uhr früh und 700 qcm um 2$^3/_4$ Uhr.

Die Jodprobe der Abfälle ergab: alle Blätter vor Beginn des Versuches völlig stärkefrei, am Ende desselben beträchtliche Stärkebildung.

Es wiegen trocken:

800 qcm früh 8 Uhr .	4,252 g
700 qcm 2$^3/_4$ Uhr . .	4,498 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

um 8 Uhr früh . . .	53,15 g
2$^3/_4$ Uhr Nachmittags .	64,27 g
Zunahme in 6$^3/_4$ Stunden	11,12 g.

Zunahme von 1 qm in 1 Stunde = 1,648 g.

Bei einem anderen Versuch dieser Art hatte ich nicht die Hälften der Blätter, sondern ganze Blätter miteinander verglichen, was ich später als nicht ganz korrekt erkannte; dennoch will ich anführen, daß dieser Versuch pro 1 qm in 1 Stunde die Gewichtszunahme von 1,735 g ergab, was immerhin mit dem vorigen hinreichend übereinstimmt.

§ 7. Betrachtungen über die Assimilationsenergie.

Ich stelle zunächst die im vorigen Paragraphen gewonnenen Resultate zusammen.

1 qm Blattfläche ergab pro Stunde:

A. Ausgewanderte Stärke in der Nacht.

I. Helianthus . . .	0,964 g
II. Cucurbita . . .	0,828 g.

B. Gewichtszunahme am Tage.

a) Blätter am Stamm.

III.	Helianthus . . .	0,914 g
IV.	Cucurbita . . .	0,680 g
V.	Rheum	0,652 g.

b) abgeschnittene Blätter im Wasser stehend.

VI.	Helianthus . . .	1,65 g.

Diese unmittelbaren Beobachtungsergebnisse geben an und für sich noch keine richtige Vorstellung davon, wie viel Stärke in 1 qm Blattfläche während einer Stunde bei einer der genannten Pflanzen durch Assimilation erzeugt wird.

Zunächst gelten die genannten Zahlen nicht für 1 qm des eigentlichen Mesophylls; denn wenn auch bei dem Herausschneiden der beobachteten Flächenstücke, wie erwähnt, die großen vorspringenden Rippen vermieden wurden, so enthielten dieselben doch noch zahlreiche dünnere Rippen, und unzählige kleine, ein Maschennetz bildende Nerven. Es würde sehr schwer sein, den Flächenraum derselben genau zu bestimmen. Eine ungefähre Schätzung läßt mich annehmen, daß etwa $^1/_4$ — $^1/_5$ der gemessenen Flächen auf die Nervatur entfallen könnte, wonach also die genannten Zahlen betreffs des Mesophylls allein zu korrigiren wären.

Ich sehe jedoch einstweilen, wo noch so viele Zwischenglieder der Betrachtung fehlen, keinen großen Vortheil in diesem Verfahren, halte es vielmehr zunächst für das Richtige, zu fragen, wie groß die Leistung einer Blattfläche von 1 qm per Stunde überhaupt ist.

Aber auch diese Frage bedarf zunächst einer Klärung.

Die genannten Zahlen gelten streng genommen nur für die unmittelbar beobachteten Blätter der betreffenden Pflanze; ferner nur für die betreffenden Beobachtungstage oder eigentlich für die betreffenden Stunden, d. h. für die während derselben herrschende Temperatur und Lichtintensität; und auch die Mischung des Lichtes aus verschieden brechbaren Strahlen wechselt je nach dem Wetter von Stunde zu Stunde. Wir kennen auch nicht den Einfluß der Feuchtigkeit und Bewegung der Luft auf die Assimilation in den Blättern. Dies alles zu erwägen und durch Beobachtung festzustellen, wird Sache späterer Arbeiten sein müssen.

Trotz all dieser Bedenken halte ich die mitgetheilten Zahlen für beachtenswerth; sie geben uns eben doch ein Bild davon, was die Blätter an einem günstigen Sommertage bei kräftig vegetirenden Pflanzen zu leisten vermögen. Aber von der Assimilationsenergie, d. h. von der Größe des Stärkequantums, welches durch Assimilation in 1 qm Blatt per Stunde erzeugt wird, geben sie trotzdem nur dann eine richtige Vorstellung, wenn man in Betracht zieht, daß auch bei vollem Tageslicht, selbst im Sonnen-

schein und um so mehr, je höher die Temperatur steigt, die assimilirte Stärke aufgelöst und fortgeführt wird. Die in einigen Tagesstunden constatirte Gewichtszunahme der Blätter bezeichnet also nur einen Rest von Stärke, der nicht aufgelöst und fortgeführt worden ist.

Könnten wir daher genau bestimmen, wieviel von der assimilirten Stärke aufgelöst und fortgeführt worden ist, so würde dieser Verlust, addirt zu dem durch die Wägung bestimmten Rest, die Assimilationsenergie bezeichnen.

Allein die während der Assimilation aus den Blättern entführte Stärke läßt sich gegenwärtig auch nicht genau bestimmen, vielmehr nur angeben, wieviel wenigstens fortgeführt werden mag. Ich habe bestimmte Zahlen für die in den Nachtstunden aus den Blättern verschwundene Stärke angegeben und gezeigt, daß bei hoher Tagestemperatur die Entleerung eine weit kräftigere sein kann, so daß in 5 Stunden bei 23—37° C. der ganze von den 6 vorhergehenden Stunden bei 15—25° C. erübrigte Rest fortgeführt werden kann. Auch ist zu beachten, daß die Werthe der in einer Nachtstunde fortgeführten Stärke wahrscheinlich zu klein sind, weil die völlige Entleerung der Blätter schon vor Sonnenaufgang vollendet sein könnte, die Zahl der Stunden also zu groß angenommen wäre.

Will man sich daher vor Übertreibung schützen, und sich zunächst an die durch Beobachtung gewonnenen Zahlen halten, so wird man vielleicht am besten thun, die in der Nacht entleerte, direkt beobachtete Stärkequantität der Betrachtung zu Grunde zu legen, und wenn wir beachten, daß am Tage bei höherer Temperatur das fortgeführte Stärkequantum wahrscheinlich viel größer ist, als das in den kühlen Nachtstunden beobachtete, so gewinnen wir Zahlen, denen man keine Übertreibung nachsagen kann.

Addirt man also die pro Quadratmeter in einer Stunde der Nacht aus den Blättern verschwundene Stärke zu der während einer Tagesstunde beobachteten Gewichtszunahme, so erhält man auf Grund der oben genannten Zahlen folgendes:

für Helianthus:

Verlust durch Fortführung	0,964 g
+ Rest an Stärke im Blatt	0,918 g
Summe des Assimilationsproduktes =	1,882 g.

für Cucurbita:

Verlust der ausgewanderten Stärke .	0,822 g
+ Restirende Stärke im Blatt . . .	0,680 g
Summe der assimilirten Stärke . =	1,502 g.

Eine gewisse Probe für die Richtigkeit der gemachten Annahme liefern die beiden Beobachtungen über die Gewichtszunahme von Helianthusblättern, welche am Tage abgeschnitten im Wasser standen und deren Assimi-



lationsprodukt an der Auswanderung verhindert war.[1]) Der als ganz gelungen zu betrachtende Versuch hatte, wie oben angegeben, pro Quadratmeter und Stunde eine Gewichtszunahme von 1,65 geliefert. Der weniger genau durchgeführte Versuch ergab 1,735, das Mittel aus beiden giebt 1,7, also eine Zahl, welche zwischen den beiden theoretisch gewonnenen mitten inne liegt, was um so befriedigender ist, als man bei derartigen Untersuchungen ja überhaupt nur auf ungefähre Übereinstimmung rechnen darf.

Nehmen wir nochmals das Mittel aus den beiden für Helianthus gewonnenen Zahlen, so erhalten wir als Assimilationsprodukt

pro Quadratmeter in einer Stunde . . 1,8 g
und für Cucurbita . . . . 1,5 g.

Bei dieser Berechnung, die ja überhaupt nur eine ungefähre Vorstellung und nur für den Fall sehr günstiger Assimilationsbedingungen geben soll, können wir den in einer Stunde stattgehabten Athmungsverlust übergehen. Für Helianthus würde derselbe nach Weber in 24 Stunden pro Quadratmeter nur etwa 1,7 g, also in einer Stunde 0,07 g ausmachen.

Es ist ja wahrscheinlich, daß für Helianthus und Cucurbita noch günstigere Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse, als bei meinen Versuchen eintreten können, und gewiß ist, daß je nach der Ungunst des Wetters zu gewissen Stunden oder Tagen nur die Hälfte, vielleicht nur ein Zehntel der genannten Stärkemenge assimilirt wird. Die gewonnenen Zahlen, 1,8 und 1,5, beanspruchen also nur die Assimilationsenergie für die genannten Bedingungen bei den untersuchten Pflanzen ungefähr anzugeben.

Unter diesen Einschränkungen und zugleich bei der Erwägung, daß bei günstiger Morgensonne schon in den ersten Tagesstunden oft sehr viel Stärke gebildet wird, was auch bei günstiger Abendbeleuchtung der Fall sein dürfte, können wir nun die beiden Zahlen dazu benutzen, uns eine Vorstellung von dem gesammten Stärkequantum zu bilden, welches an einem schönen und langen Sommertag von so kräftigen Pflanzen wie Helianthus und Cucurbita gebildet wird. Vielleicht ist es aber für diesen Zweck richtiger, das arithmetische Mittel aus den oben für beide Arten gefundenen Zahlen zu nehmen, und somit von der Ansicht auszugehen, daß bei

---

1) Man könnte vielleicht vermuthen, daß die Lösungsprodukte am Querschnitt des Blattstiels in das Wasser übertreten; obgleich längst und zahlreich gemachte Wahrnehmungen mich eines anderen belehrt hatten, machte ich doch noch folgenden Versuch: zwei große Blätter von Rheum, am Abend des 12. August abgeschnitten, wurden in einem Maßcylinder mit Wasser über Nacht stehen gelassen. In 15 Stunden sogen die Stiele 35 ccm Wasser; es blieben nur 15 ccm übrig; die Zuckerprobe ergab jedoch in letzteren nur eine kaum merkliche Spur von Zucker, obgleich der Stiel ziemlich reich an Zucker war und eine sehr beträchtliche Verminderung der Stärke im Mesophyll stattgefunden hatte. Bekanntlich geben auch sehr zuckerreiche Scheiben von Runkelrüben, in Wasser liegend, kaum Spuren von Zucker an dieses ab. Man kann daher ein in Wasser gestelltes Blatt als am Querschnitt des Stieles bezüglich der Stoffbewegung gesperrt betrachten.

diesen Pflanzen in 1 qm Blattfläche pro Stunde bei gutem Wetter rund 1,6 g Stärke gebildet wird.

Die Tageslänge von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang beträgt Mitte Juni $16^1/_4$ Stunden und sinkt bis Mitte August auf $14^1/_2$ Stunden. Diese 8 Wochen sind für unsere Pflanzen die Zeit der kräftigsten Vegetation.

Nehmen wir daher die mittlere Tageslänge zu 15 Stunden an, so ergiebt sich also, daß 1 qm Blattfläche an einem solchen Tage

$15 \times 1,6 = 24$ g Stärke assimilirt, wozu noch
ein Athmungsverlust von ca. 1 g zu addiren wäre.

Unter den von Weber beobachteten Pflanzen befand sich auch Helianthus, für den er pro Quadratmeter in 10 Stunden 5,559 g angiebt, was in 15 Stunden nur 8,338 g ergeben würde, also nur $^1/_3$ des von mir angegebenen Werthes. Diese Verschiedenheit kann jedoch nicht überraschen; denn Weber's Angabe ist ihrer ganzen Berechnung nach ein Mittelwerth aus der gesammten Vegetationszeit der Pflanze, in welcher günstige und ungünstige Tage eingeschlossen sind. Zudem waren die Vegetationsbedingungen bei Weber's Beobachtungen überhaupt im allgemeinen ungünstig: seine Pflanzen standen hinter der Glaswand eines Gewächshauses, erhielten daher ein schwächeres Licht als im Freien, und zudem war im Verhältniß zur Beleuchtung wohl auch die Temperatur häufig eine zu hohe. Was aber noch weit ungünstiger wirken mußte, ist der Umstand, daß seine Pflanzen in Blumentöpfen eingewurzelt waren. Welchen überaus ungünstigen Einfluß dies auf die Assimilationsthätigkeit gerade von Helianthus, und ebenso auch von Cucurbita ausübt, habe ich bei meinen vielen Kulturen seit 25 Jahren zur Genüge erfahren Selbst in sehr großen Blumentöpfen, und selbst dann, wenn diese im Garten in die Erde eingegraben sind, bleiben auch die bestentwickelten Exemplare doch nur Zwerge im Vergleich zu den kolossalen Größen, welche Sonnenrose und Kürbis, im freien Gartenland eingewurzelt, erreichen.

Diese Erwägungen sollen daher nicht etwa die von Weber mit äußerster Sorgfalt gewonnenen Zahlen bemängeln, vielmehr zeigt gerade der relativ geringe Werth, den er für die Assimilationsgröße gewann, die Genauigkeit seiner Beobachtung, aber ebenso, darf ich sagen, ist es auch Vertrauen erweckend, daß ich einen fast dreifach so großen Werth gefunden habe, weil dies den dargelegten Verhältnissen und allem, was wir theoretisch über die Sache sagen können, durchaus entspricht.

Dieses Resultat ist aber auch insofern ein erfreuliches, weil meine Untersuchung über die Assimilationsgröße nach einer Methode angestellt wurde, die mit der von Weber benutzten (aber gleichfalls von mir angegebenen) gar keine Ähnlichkeit besitzt.

Schließlich können wir uns jetzt noch fragen, wie groß wohl die assimilatorische Leistung einer ganzen Helianthuspflanze oder einer Kürbispflanze zur Zeit der kräftigsten Vegetation, wenn die Fruchtbildung beginnt,

also etwa Anfang August, während eines 15stündigen heiteren Tages sein mag, wobei ein günstiger nahrungskräftiger Boden vorausgesetzt wird.

Ich habe zu diesem Zwecke die gesammte Blattfläche zweier Pflanzen im August gemessen und folgendes gefunden: eine recht kräftige, mit zahlreichen Blüthenköpfen versehene, aber keineswegs zu den größten zählende Pflanze von Helianthus annuus besaß

145 Blätter aller Größen zusammen = 1,5 qm.

Eine Kürbispflanze, deren Wurzel drei kräftige Hauptsprosse ernährte, an denen unreife Früchte saßen, ergab

116 Blätter = 7,3 qm.

Die Assimilationsgröße dieser beiden Pflanzen würde also in einem 15stündigen Tage ergeben:

für Helianthus . . . 36 g
für Cucurbita . . . 185 g.

Auch diese Zahlen sind sicherlich noch nicht als die höchsten Werthe zu betrachten, da es weit größere Pflanzen der genannten Arten giebt, die in derselben Vegetationszeit eine viel größere Quantität von Pflanzensubstanz erzeugen.

§ 8. Weitere Schlufsfolgerungen.

Aus der vorausgehenden Darstellung ergeben sich 2 Thatsachen von besonderem Gewicht:

1. daß man durch die Jodprobe sehr leicht konstatiren kann, ob überhaupt Stärke in den Blättern ist, oder nicht, ob ihr Quantum zu- oder abnimmt;

2. daß man im stande ist, die durch Assimilation angesammelte ebenso wie die nach der Auflösung fortgeführte Stärke nach einer sehr einfachen und bequemen Methode ihrem Gewicht nach zu bestimmen.

Durch verständige Anwendung beider Methoden wird es gelingen, eine lange Reihe der wichtigsten Fragen der Pflanzenphysiologie zu beantworten.

Hier beschränke ich mich einstweilen darauf, einige dieser Fragen anzuregen.

1. Es ist eine in der Pflanzenkultur immer wiederkehrende Thatsache, daß warme Nächte nach heiteren, warmen Tagen das Gedeihen der Pflanzen ganz besonders fördern, vor allem aber solcher Pflanzen, die in wärmeren Klimaten heimisch sind. Ich habe nun gezeigt, daß bei manchen Pflanzen, wie Helianthus, Datura, Atropa, Beta u. a. selbst in sehr kühlen Sommernächten, wo die Temperatur bei Sonnenaufgang bis auf 6° C. herabsinkt, noch eine vollständige Enteerung der Stärke aus den Blättern in den Stamm stattfindet, während bei anderen Pflanzen, wie bei dem Tabak, dem Maulbeerbaum, Catalpa u. a., dies nur in warmen Nächten gelingt.

Es ist aber klar, daß eine Pflanze um so kräftiger wachsen kann, je

vollständiger die am Tage assimilirte Stärke während der Nacht in den Stamm übertritt, um von dort aus in die Knospen, Wurzelspitzen, Blüthen und jungen Früchte übergeführt zu werden und daselbst als Wachsthumsmaterial zu dienen. Bleibt in den Blättern aber ein beträchtlicher Rest des Assimilationsproduktes zurück, so kann dasselbe auch nicht zum Wachsthum jener Organe verwendet werden; und was vielleicht ebenso wichtig ist, wenn am Morgen noch beträchtliche Quantitäten von Stärke im Chlorophyll der Blätter vorhanden sind, so wird, wie man annehmen darf, die Neubildung derselben beeinträchtigt, da ja in einem Chlorophyllkorn nicht jedes beliebige Quantum von Stärke Raum findet. Andererseits ist aber auch zu bedenken, daß eine Pflanze, wie etwa der Tabak, deren Blätter in kalten Nächten (z. B. im Oktober bei 8—6° C.) nicht merklich entleert werden, doch noch fortwachsen kann, wenn nur während der Tagesstunden eine günstigere Temperatur herrscht; weil bei dieser ebenfalls Abfluß von Stärke nach den wachsenden Theilen hin stattfindet.

2. Vielfach werden Blätter verschiedenster Pflanzen zu besonderen landwirthschaftlichen oder technischen Zwecken verwendet. Da nun, wie ich gezeigt habe, die Blätter am frühen Morgen stärkefrei, oder doch stärkearm sind, am Nachmittag und Abend dagegen gewöhnlich sehr stärkereich, so leuchtet ohne weiteres ein, daß das Material, welches man am Morgen erntet, ein wesentlich anderes ist als am Abend, und ähnliche Differenzen ergeben sich bei kühlem und sehr warmem Wetter.

Die Blätter des Weinstocks und der Runkelrübe, im höheren Norden auch die verschiedener Bäume, werden als Futter für Hausthiere benutzt: es war aber bisher unbekannt, daß dieses Futter eine ganz wesentlich andere Mischung von Kohlehydrat und Eiweißsubstanz besitzt, je nachdem die Blätter am Morgen oder am Abend, bei kühlem oder heißem Wetter geerntet worden sind. Dasselbe Bedenken würde bei der Zucht der Seidenraupe zu beachten sein, denn die stärkefreien Blätter des Maulbeerbaumes, wenn sie am frühen Morgen geerntet sind, bieten eine Nahrung dar, welche sehr reich an Wasser und Eiweißsubstanzen, am Abend dagegen reich an Stärke ist. Ebenso wird sich der Unterschied in solchen Fällen geltend machen, wo spezifisch eigenthümliche Stoffe der Blätter das Ziel der Pflanzenkultur darbieten: so z. B. bei dem Tabak und dem chinesischen Thee. Die dem Raucher und Theetrinker wichtigen Stoffe der Blätter müssen am frühen Morgen, nach einer warmen Nacht, wo keine oder wenig Stärke in den Blättern ist, in relativ viel größerer Menge als am Abend vorhanden sein; Tabakblätter, am Nachmittag geerntet, enthalten ein großes Quantum Stärke, erhöhen das Gewicht der Waare durch einen Stoff, der als ganz gleichgültiger Ballast für den Konsumenten gelten muß, das Produkt aber vertheuert, und bei dem Tabak sicherlich auch verschlechtert. Ich habe mir sagen lassen, daß in der Pfalz die Ernte der Tabakblätter am Morgen stattfindet, was also ganz rationell wäre; wie es mit dem Thee steht, weiß ich nicht.

3. Wir haben gegenwärtig zahlreiche Aschenanalysen, vorwiegend von wichtigen Kulturpflanzen, unter denen zum Theil auch die Aschengehalte der Blätter Beachtung verdienen. Aus dem in dieser Richtung wichtigsten Werke von EMIL WOLF (Aschenanalyse, Berlin 1871) entnehme ich beispielsweise folgende Daten:

Für die Blätter des Rothklees (p. 61) finde ich den Aschengehalt zwischen 7,3 und 9% der Trockensubstanz. Für das »Kraut«, d. h. also vorwiegend die Blätter der Kartoffel, schwankt der Aschengehalt in verschiedenen Monaten zwischen 5,1 und 8,5%.

Bei den Blättern der Runkelrübe (p. 77) schwankt derselbe zwischen 13 und 17,8%.

Bei den Blättern der Zuckerrübe (p. 87) in den Monaten Juli bis Oktober zwischen 9,5 und 20,7%.

Der Aschengehalt der Maulbeerblätter (p. 120) zwischen 7,5 und 13,4%.

Ohne den Einfluß des Alters, des Bodens, der Düngung oder auch der Varietäten bezweifeln zu wollen, muß aber hervorgehoben werden, daß bei der Aschenanalyse der Blätter mehr als alles andere der Stärkegehalt zu beachten wäre, der fortwährend mit der Tagesstunde und dem Wetter wechselt. Es hat keinen bestimmten Sinn, keine allgemeine Geltung für eine Pflanzenart, zu sagen, die Blätter enthalten 6 oder 10% der Trockensubstanz an Asche, so lange man den wechselnden Stärkegehalt nicht kennt.

Daß es sich hier nicht etwa um Haarspaltereien handelt, sondern um Dinge, welche für die Agrikultur von höchster Bedeutung sein können, leuchtet ohne weiteres ein, wenn ich die betreffenden Zahlen aus § 6 anführe.

Dort zeigte sich, daß 1 qm Blattfläche trocken wiegt:

bei Helianthus:

am Abend	80,44 g
am Morgen . . .	70,80 g
Differenz	9,64 g,

d. h. die Trockensubstanz eines Blattes vermehrt oder vermindert sich von 100 auf 113,5.

Bei Cucurbita:

am Abend	59,92 g
am Morgen . . .	51,22 g
Differenz	8,70 g,

d. h. das Trockengewicht eines Blattes schwankt von 100 auf 116,8.

Bei Helianthus:

5 Uhr früh . . .	43,62 g
3 Uhr Nachmittags .	52,76 g
Differenz	9,14 g,

d. h. das Trockengewicht eines Blattes schwankt in 10 Tagesstunden zwischen 100 und 121.

Diese sehr bedeutenden Schwankungen des Trockengewichts werden aber, wie wir wissen, durch temporäre Erzeugung und Abfuhr von Stärke hervorgebracht, und es ist nicht wahrscheinlich, daß auch die Mineralstoffe in proportionalen Massen ein- und auswandern. Daraus folgt aber, daß die Blätter am Morgen nach der nächtlichen Entleerung der Stärke relativ mehr Asche enthalten müssen, als am Abend oder am Mittag, wenn neue Stärke angehäuft worden ist; oder um bei unserem letztgenannten Beispiel zu bleiben: 100 g Trockensubstanz der Blätter von Helianthus können am Morgen gerade so viel Asche enthalten, wie 121 g Blätter, welche um 3 Uhr Nachmittags geerntet worden sind.

Da es nun so leicht ist, durch Einsammeln der Blätter bei Sonnenaufgang ganz stärkefreies Material zu ernten, so wäre man in der Lage, den Aschenanalysen ein von dem Stärkegehalt unabhängiges Trockengewich zu Grunde zu legen, und so das jeder Pflanzenart spezifisch Eigenartige betreffs des Aschengehaltes der Blätter zu konstatiren; ganz besonders aber wäre dies dann zu wünschen, wenn z. B. die Blätter von Pflanzen untersucht und verglichen werden sollen; die auf verschieden gedüngtem Boden gewachsen sind, oder Blätter derselben Art, aber von verschiedenem Alter.

Ein viel übersichtlicheres und besser zu verwerthendes Bild von der chemischen Zusammensetzung der Blätter würden wir jedoch gewinnen, wenn man fortan bei quantitativen Analysen derselben nicht das Trockengewicht als Einheit zu Grunde legte, um darauf die Quantitäten der einzelnen Stoffe zu beziehen, wie es bei prozentischen Angaben bisher geschieht, sondern die Gewichtsmengen jedes einzelnen Stoffes auf einen Quadratmeter der frischen Blattfläche berechnete. Die so gewonnenen Zahlen sind dann ganz unabhängig vom Trockengewicht, die im Blatt stattfindenden physiologischen Veränderungen treten in den Analysen deutlicher hervor, und wenn es zu gewissen Zwecken nöthig sein sollte, das Trockengewicht einer prozentischen Berechnung zu Grunde zu legen, so ergiebt sich dasselbe bei der vorgeschlagenen Untersuchungsweise ja nebenbei auch noch.

Bei den grünen assimilirenden Blättern kommt es ja, bei Beurtheilung ihrer physiologischen Leistungen, überhaupt nur wenig auf ihr Gewicht an; die Hauptsache ist die Flächenausbreitung, denn von ihr hängt die Transpiration, also die Zufuhr der Mineralstoffe, die Aufnahme der Kohlensäure und die Erzeugung der Stärke ab.

Diese Bemerkungen betreffen natürlich nur diejenigen Analysen, welche zum Zweck pflanzenphysiologischer Schlußfolgerungen gemacht werden; wo es sich dagegen um rein praktische Zwecke der Landwirthschaft u. s. w. handelt, da wird die bisherige Berechnung in Prozenten der Trockensubstanz ihren alten Werth behalten.

Würzburg, den 17. October 1883.

II.

Über die Wasserbewegung im Holz.

Von

Julius Sachs.

Den Einwendungen gegenüber, welche meine Ansichten über die Wasserbewegung im Holz in neuerer Zeit erfahren haben, schien es mir das Richtige, meinerseits zu schweigen, weil ich unter den Gründen meiner Gegner keinen wahrgenommen habe, der zu einer wissenschaftlich fruchtbaren Diskussion Anlaß geben könnte.

Wenn ich trotzdem hier in aller Kürze das Wort ergreife, so geschieht es nur, damit Personen, welche in der Sache nicht genauer unterrichtet sind und doch vielleicht für dieselbe sich interessiren, nicht etwa glauben, ich hätte meine Ansichten aufgegeben; vielmehr haben die gegnerischen Einwendungen nicht nur bei mir, sondern auch bei Anderen, die sich mit der einschlägigen Litteratur hinreichend befaßt haben, die letzten Zweifel an der Richtigkeit meiner Ansichten beseitigt.

Weniger angenehm ist, daß meine wiederholten Darlegungen in den gegnerischen Schriften vielfach mißverstanden, unklar und zum großen Theil entstellt wiedergegeben worden sind, so daß ich wohl das Göthesche Wort:

»Sie haben meine Gedanken verdorben
Und sagen, sie hätten mich widerlegt«

hier anwenden dürfte.

Unter solchen Umständen verzichte ich auf kritische Widerlegungen, die dann wahrscheinlich denselben Mißverständnissen ausgesetzt sein würden.

Diejenigen aber, welche meine Ansichten über die Wasserbewegung im Holz unverfälscht kennen lernen wollen, verweise ich auf meine eigenen Schriften, von denen ich hier auch die älteren mit anführe, weil sie einem einsichtigen und urtheilsfähigen Leser zeigen können, wie ich mich durch fortgesetzte Forschung auf diesem Gebiet nach und nach von den früher allgemein herrschenden, neuerdings aber von verschiedenen Seiten wieder aufgewärmten Irrthümern losgemacht habe und durch eigene Untersuchungen zu neuen Ansichten gelangt bin. Es sind folgende Schriften.

1. Über Verdunstungsphänomene in Pflanzen. Flora 1856 p. 613.

2. Quellungserscheinungen an Hölzern. Botan. Zeitg. 1860 p. 253.

3. In meinem Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen von 1865 das Kapitel: »Wasserströmung«. p. 196—232.

4. Mein Lehrbuch der Botanik II. Auflage von 1870, p. 576, wo ich zuerst auf den wesentlichen Unterschied von Imbibition und Kapillarität kurz hingewiesen habe.

5. Mein Lehrbuch der Botanik III. Auflage von 1873, wo ich zuerst darauf hingewiesen habe, daß die Wasserbewegung nicht nur im Holz, sondern überhaupt im Pflanzengewebe in den Zellwänden stattfindet.

6. In den Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. I, im 3. Heft von 1873 publicirte Hugo de Vries p. 288 Beobachtungen von mir, welche für die obschwebende Frage von größter Wichtigkeit sind.

7. Mein Beitrag zur Kenntniß des aufsteigenden Saftstromes in transspirirenden Pflanzen von 1878, Arbeiten der botanischen Instituts, Band II.

8. Ebendaselbst vom Jahre 1879 mein Aufsatz über die Porosität des Holzes.

9. Das Schlußresultat aller dieser Arbeiten habe ich in meinen 1882 erschienenen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie auf p. 269—338 zusammengefaßt.

Diese Publikationen umfassen einen Zeitraum von 27 Jahren, innerhalb dessen ich genügend Gelegenheit hatte, mir jede einzelne Frage klar zu machen, und zuweilen erst nach jahrelangem Bedenken habe ich dann die entscheidenden Beobachtungen gemacht. Dies aber ist der Weg echter Forschung.

Übrigens zweifle ich nicht, daß meine Ansichten über die Wasserbewegung im Holz, ganz besonders aber die Imbibitionstheorie nach mehreren Jahren zu allgemeiner Geltung gelangen werden, und ebenso wenig zweifle ich, daß dann sich sogenannte »Forscher« finden werden mit der Behauptung, das alles sei längst bekannt gewesen.

Die wichtigste meiner vorhin genannten Schriften ist die über die Porosität des Holzes. Diese Abhandlung ist am meisten angegriffen und mißverstanden worden. Allein jeden einzelnen der dort aufgestellten Sätze vertrete ich in seinem ganzen Umfang, und außerdem wird die Lektüre dieser Abhandlung auch dazu beitragen, meine Priorität betreffs neuer Untersuchungsmethoden und allgemeiner Gesichtspunkte festzustellen. Es ist nicht gerade fein, wenn manche dasjenige, was ihnen in meinen Arbeiten einleuchtet, als etwas ganz selbstverständliches benutzen, dagegen aber das, was sie zufällig nicht verstehen, als meine angeblichen Irrthümer an die große Glocke hängen.

III.

Beiträge zur Imbibitionstheorie.

Von

Dr. **Jean Dufour.**

---

§ 1. Das Querschnittsareal der Holzwände und der Hohlräume der Holzzellen.

Wenn ich hier von dem Querschnittsareal der Hohlräume rede, so handelt es sich nicht allein um die Größe der einzelnen Holzzellenlumina, sondern auch um die Summe derselben auf einem gegebenen Holzquerschnitt im Vergleich zu dem Querschnittsareal der Zellwände.

Wenn der Transpirationsstrom sich in den Hohlräumen des Holzes bewegte, so müßte man naturgemäß erwarten, daß diese Hohlräume ein um so größeres Querschnittsareal besitzen, je größer die Wassermengen sind, welche durch den Stamm in die Laubkrone eines Baumes befördert werden.

Dieser Erwägung gegenüber ist es nun eine sehr beachtenswerthe Thatsache, daß in vielen Fällen und zwar gerade bei solchen Holzpflanzen, deren mächtige Laubkrone einen sehr ausgiebigen Transpirationsstrom im Holz veranlaßt, der Querschnitt des letzteren ein sehr ausgedehntes Areal von Zellwandmasse darbietet, während die Hohlräume der Holzzellen, im einzelnen für sich sehr klein, auch in ihrer Gesammtheit ein nur unbedeutendes Querschnittsareal besitzen.

Solches beobachtet man nicht nur bei tropischen Bäumen mit sehr hartem, dichten Holz, wie den Ebenaceen und Sapotaceen, bei Tectona grandis, Haematoxylon u. a., sondern auch vielfach an den bei uns einheimischen Holzpflanzen.

Auf dem Querschnitt auch sehr dichter Hölzer findet man allerdings nicht selten große und zuweilen zahlreiche Öffnungen, welche den Holzröhren oder getüpfelten Gefäßen angehören. Allein diese kommen bei der uns beschäftigenden Frage gar nicht in Betracht, einfach deshalb, weil die Holzröhren für den Transpirationsstrom überhaupt vollständig entbehrlich sind: die Coniferen besitzen bekanntlich gar keine solche Gefäße und für die Monokotylen und Dikotylen ist es durch Sachs und Höhnel längst fest-

gestellt, daß sie gerade zur Zeit des stärksten Transpirationsstromes überhaupt kein Wasser, sondern höchst verdünnte Luft enthalten.

Diese mir von Professor Sachs vorgelegten Erwägungen haben mich zu einer Reihe von Messungen veranlaßt, die ich hier mittheilen will.

Mit Hilfe der Camera lucida wurden auf dickem Karton bei einer 200—350fachen Vergrößerung die Umrisse der Tracheïden und Gefäße eines möglichst dünnen Holzquerschnittes genau gezeichnet, sodaß 60—70 Zellen wenigstens mitaufgenommen wurden.

Nachdem die Umrisse der Zeichnung von dem umgebenden Karton abgeschnitten waren, wurden auch die Areale der Hohlräume herausgeschnitten. Die Gewichte der letzteren, sowie derjenigen Kartonmassen, welche die Querschnitte der soliden Zellwandmasse repräsentirten, wurden nun durch sorgfältige Wägung bestimmt und aus diesen die Flächenareale der Hohlräume und der Zellwandmassen berechnet.

Das Resultat dieser Beobachtungen ist in mehr als einem Falle überraschend, wie die folgende Tabelle zeigt.

Sambucus nigra.

Holz eines einjährigen Astes.

Hohlräume der Zellen ohne die Gefäße	18,8	pro Ct.
Zellwände des Holzes	81,2	- -

Zweijähriger Ast.

Hohlräume	16	pro Ct.
Holzwände	84	- -

Fagus silvatica.

Querschnitt der Gefäße	7,4	pro Ct.
Holzparenchym	17	- -
Hohlräume der Holzzellen	7,5	- -
Zellwandmasse	68,1	- -

Haematoxylon campechianum.

A. Hohlräume der Holzzellen ohne Gefäße . . .	4,8	pro Ct.
Holzzellwände	95,2	- -
B. Hohlräume der Holzzellen ohne Gefäße . . .	23	- -
Holzzellwände	77	- -

Caesalpinea achinata.

A. Hohlräume der Holzzellen	4,2	pro Ct.
Zellwände (ohne Gefäße)	95,8	- -
B. Hohlräume der Holzzellen	6	- -
Holzzellwände	94	- -
C. Hohlräume der Holzzellen	14	- -
Holzzellwände	86	- -

Alnus incana.

A. Herbstholz.

Hohlräume	43,5	pro Ct.
Zellwände	56,5	- -

B. Frühlingsholz.

Hohlräume	54,2	- -
Wände	45,8	- -

C. Ebenso.

Hohlräume	51,6	- -
Wände	48,4	- -

Buxus sempervirens (junges Holz).

Hohlräume der Holzzellen	7,9	- -
Hohlräume der Gefäße	9,8	- -
Wände der Holzzellen und Gefäße	82,3	- -

Morus alba.

A. Frühlingsholz.

Hohlräume der Holzzellen ohne Gefäße	25	- -
Zellwände	75	- -

B. Herbstholz.

Hohlräume der Holzzellen	10,6	- -
Zellwände	89,4	- -

C. Ebenso.

Hohlräume der Holzzellen	11,8	- -
Zellwände	88,2	- -

Daß, wie die vorausgehenden Beobachtungen zeigen, im Herbstholz das Querschnittsareal der Zellwände über dasjenige der Hohlräume stärker überwiegt, als im Frühlingsholz, entspricht durchaus unsern obigen Betrachtungen; denn das Frühlingsholz bildet sich zu einer Zeit, wo der Transpirationsstrom seine größte Ausgiebigkeit noch nicht erreicht hat, wogegen das sogenannte Herbstholz, im Juli und August gebildet, dem verstärkten Transpirationsstrome entspricht, welcher durch die vollkommen ausgebildete Blattkrone in der heißesten Jahreszeit stattfindet.

§ 2. Bewegung des Imbibitionswassers im Holz.

Die von SACHS aufgestellte Theorie setzt voraus, daß überhaupt in der Substanz der Zellwände eine fortschreitende Bewegung des von ihnen imbibirten Wassers stattfinden könne. Nach seiner Theorie ist das Holz nur dadurch das für den Transpirationsstrom besonders geeignete Organ, weil in ihm die Bewegung des imbibirten Wassers zumal in der Längsrichtung viel rascher stattfindet, als in anderen Zellwänden.

Es wird daher zum richtigen Verständniß dieser Theorie beitragen,

wenn man sich zunächst darüber klar wird, daß überhaupt eine Bewegung des in den Holzzellwänden imbibirten Wassers wirklich stattfindet, wenn die Bedingungen dazu gegeben sind. Was die Geschwindigkeit betrifft, so mag diese hier einstweilen außer Acht bleiben.

Wenn ein gefällter Baumstamm oder das abgeschnittene Stück eines Astes nach und nach lufttrocken wird, so muß nothwendig ein Moment eintreten, wo das in den Hohlräumen des Holzes enthaltene flüssige Wasser gänzlich verschwunden ist, die Holzzellwände aber noch mit Wasser imbibirt sind. An den der Verdunstung ausgesetzten Querschnitten des Stammes oder Astes schreitet aber die Dampfbildung fort und zwar auf Kosten des in den Holzzellwänden imbibirten Wassers. Da nun die Erfahrung längst gelehrt hat, daß auf diese Weise ein Stamm- oder Aststück nach und nach völlig lufttrocken werden kann, so folgt unmittelbar daraus, daß das in den Zellwänden imbibirte Wasser auf weite Strecken hin sich bewegen kann; denn wir wissen aus den Untersuchungen von Sachs, daß die mit Imbibitionswasser gesättigte Holzwand ihr halbes Volumen an Wasser enthält, wogegen die lufttrocken gewordene Zellwand nur 12—20 % Wasser enthält.

Wiesner[1]) beobachtete an herausgeschnittenen Holzwürfeln die Bewegung des Imbibitionswassers und fand, der von Sachs aufgestellten Theorie entsprechend, daß sich dasselbe in longitudinaler Richtung am raschesten bewegt.

In diesen Fällen mußte das in den Zellwänden schon vorhandene Imbibitionswasser nach den Verdunstungsflächen hinwandern. Es schien mir wünschenswerth, auch umgekehrt eine Wanderung des Imbibitionswassers von außen nach innen zu beobachten.

Zu diesem Zweck benutzte ich ein walzenförmiges, durch mehrmonatliches Liegen an der Luft trocken gewordenes Aststück von Populus dilatata. Die Wägungen an einer Querscheibe desselben ergaben, daß in 100 ccm Zellwand dieses lufttrockenen Holzes 18,69 ccm imbibirten Wassers enthalten waren.

Ein ungefähr 15 cm langes Stück dieses Astes wurde zunächst mit mehrfachen Schichten von Stanniol dicht umwickelt, auch die eine Querschnittsfläche desselben in gleicher Weise bedeckt und das Stanniol mit Bindedraht so fest umwickelt, daß von einer Wasseraufnahme der bedeckten Flächen keine Rede mehr sein konnte. So blieb nur eine der beiden Querschnittsflächen des lufttrockenen Holzes zur Aufnahme von Imbibitionswasser frei.

Dieses so vorbereitete Aststück wurde in einem Glascylinder aufgehängt, dessen Boden mit einer Wasserschicht bedeckt, dessen Luft also mit Wasserdampf beinahe gesättigt war. Die freie Querschnittsfläche des Holzes

1) Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1875. Vol. 72.

konnte nunmehr den Wasserdampf der Luft als Imbibitionswasser aufsaugen und von hier aus konnte sich das letztere nach und nach in der Längsrichtung des Astes weiter verbreiten, und es ließ sich später feststellen, daß und wie diese Wanderung des Imbibitionswassers stattgefunden habe.

Selbstverständlich konnte auf diese Weise nur eine sehr langsame Bewegung des Imbibitionswassers konstatirt werden: Denn bekanntlich ist lufttrocken gewordenes Holz nicht mehr im stande, den Transpirationsstrom mit der nöthigen Ausgiebigkeit fortzuleiten. Allein, wie schon erwähnt, sollte der Versuch auch nicht zeigen, wie rasch der Transpirationsstron im normalen Holze sich bewegt, sondern nur darauf kam es an, zu beweisen, daß auch in dem lufttrockenen, physiologisch nicht mehr funktionsfähigen Holze doch noch eine Fortbewegung von Imbibitionswasser stattfindet.

Es war ein fünfjähriges Aststück, an welchem die verhältnißmäßig sehr dünne Rindenschicht nicht abgenommen wurde.

Die Länge betrug	113 mm
Der Durchmesser	43 -
Fläche des Querschnitts	1452 qmm
Gewicht in lufttrockenem Zustand	82,9 g

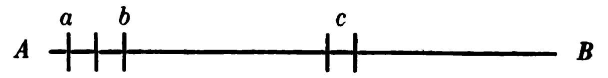
Das in der angegebenen Weise 102 Tage lang in der feuchten Luft aufgehängte Holzstück nahm nun in den ersten Tagen durch die freie Querschnittsfläche ziemlich rasch, dann aber immer langsamer, Wasserdampf in sich auf, der sich in Form von imbibirtem Wasser von der Querschnittsfläche aus in dem System der Holzwände verbreiten mußte.

Die Gewichtszunahme betrug:

In den ersten 4 Tagen täglich	0,37 g
In den folgenden 6 Tagen täglich . . .	0,21 -
In den folgenden 21 Tagen täglich . .	0.14 -
Nach 2 Monaten täglich	0,06 -
Nach 3 Monaten täglich	0,02 -
Die gesammte Zunahme des Holzstückes während 102 Tagen betrug . . .	10,02 -

Ich möchte die Bemerkung nicht unterlassen, daß bei einem derartigen Versuch das Holz leicht von Pilzen befallen werden kann, wodurch sehr beträchtliche Gewichtsabnahme desselben eintritt. Um dem vorzubeugen, genügt es, einige Stückchen von Jod in das Gefäß zu legen, dessen Dämpfe die Pilzbildung verhindern.

Nach 102 Tagen wurde das Holz herausgenommen, um das Resultat festzustellen. Zum besseren Verständniß mag das Schema *A B* dienen.



a ist die Querscheibe, an welcher der Wassergehalt des lufttrockenen

Astes bestimmt wurde; *B* ist der freigebliebene Querschnitt, durch welchen die Imbibition des Wasserdampfes stattfand.

b bezeichnet die Stelle, 10 cm weit von *B* entfernt, und *c* die Stelle, 5 cm weit von *B* entfernt, wo unmittelbar nach Beendigung des Versuches Querscheiben aus dem Holz auf der Drehbank abgeschnitten wurden. Es war hierbei dafür Sorge getragen, daß während der Manipulation kein nennenswerther Verlust durch Verdunstung stattfinden konnte.

Die Wägung der Querscheiben und die Berechnung nach der von Sachs angegebenen Methode ergaben nun:

für die Querscheibe *c* auf 100 ccm Holzwand 37,35 ccm Wasser
für die Querscheibe *b* auf 100 ccm Holzwand 32,98 ccm Wasser.

Wie zu erwarten war, nahm also der Wassergehalt mit der Entfernung von der aufnehmenden Fläche *B* ab, womit zugleich bewiesen ist, daß sich das imbibirte Wasser von *B* nach *A* hin bewegte, und daß diese Bewegung am Ende des Versuches noch nicht beendigt war. Die imbibitionsfähigen Zellwände waren also nach 102 Tagen noch nicht mit Wasser gesättigt, da nach den Bestimmungen von Sachs die Sättigung erst dann eingetreten ist, wenn die Holzzellwände ihr halbes Volumen, wenn also 100 Raumtheile Zellwand 50 Raumtheile Wasser aufgenommen haben. Die Querscheibe *c* konnte sich mit Imbibitionswasser nicht sättigen, weil ihr durch die dahinterliegenden Theile, z. B. *b*, immer wieder Imbibitionswasser entzogen wurde. Es hätte eines noch viel längeren Aufenthaltes in der feuchten Luft bedurft, um das ganze Holzstück von *B* bis *A* mit Wasser gleichmäßig zu sättigen. Dieser Zustand war nach 102 Tagen noch nicht eingetreten, oder mit anderen Worten, das bei *B* aufgenommene Imbibitionswasser war noch in Bewegung nach *A* hin, wie aus dem geringeren Wassergehalt von *b* im Vergleich zu *c* hervorgeht.

Ich bin nicht der Meinung, durch diesen Versuch etwas Neues bewiesen zu haben, denn jede sorgfältige Überlegung zeigt, daß bei dem Feuchtwerden trockenen Holzes Vorgänge derselben Art nothwendig stattfinden müssen, und wenn irgend ein imbibitionsfähiger Körper, ein Stärkekorn, ein Stück trockenen Leimes oder Eiweißes Wasser in sich aufnimmt und dabei aufquillt, so müssen ähnliche Wanderungen des Imbibitionswassers stattfinden.

Auch beweist diese Reihe von Erscheinungen, daß es ein großer Irrthum ist, zu glauben, daß das Imbibitionswasser von einem Querschnitt zum nächsten nur dann übertreten könne, wenn der letztere trocken geworden ist.

§ 3. Beobachtungen an geknickten Zweigen.

Nachdem Sachs die Bewegung des Imbibitionswassers der Holzzellwände als das bei dem Transpirationsstrom wesentliche Faktum dargestellt

hatte, bezeichnete er als eine sehr einfache Bestätigung seiner Ansicht die Thatsache, daß scharf abgeknickte Laubsprosse z. B. des Hopfens, des Leins u. s. w. bei fortgesetzter Transpiration des Gipfels vollkommen frisch bleiben. Seiner Ansicht nach müssen an der Knickungsstelle die Hohlräume der Holzzellen und Gefäße geschlossen sein; dennoch bleiben die der Transspiration ausgesetzten, oberhalb der Knickungsstelle vorhandenen Blätter vollkommen frisch und zwar monatelang. Daraus schloß er, daß der Transspirationsstrom an der Knickungsstelle nur durch die Substanz der Wände in Form strömenden Imbibitionswassers hindurchgehen könne.

Nun hat RUSSOW[1]) die Beweiskraft dieses Versuches bestritten, indem er sagt: »Es ist nichts leichter, als z. B. beim Hopfen sich sowohl an Stengeln wie Blattstielen zu überzeugen, daß nach scharfer Einknickung des Stengels oder Blattstiels (so daß beide Schenkel des Zweiges sich berühren) das Lumen der Holzzellen wie Gefäße eine relativ nur sanfte Krümmung erfährt und die Wegsamkeit für Wasser wie für Gase nicht im mindesten alterirt wird.« Solches will RUSSOW auf mikroskopischem Wege konstatirt haben. Es ist jedoch nicht nöthig, auf diese Dinge näher einzugehen; besser als auf mikroskopischem Wege läßt sich die Frage auf dem des Experimentes entscheiden.

Zum besseren Verständniß meiner Versuche muß ich jedoch eine Bemerkung vorausschicken. Es handelt sich hier nämlich um die Durchpressung von Wasser durch das leitende Holz und zugleich um die Frage, ob es möglich sei, das in den Zellwänden imbibirte Wasser durch Druck in Filtrationsbewegung zu versetzen. ELVFING hat den Versuch gemacht, die durchschnittenen Zellenlumina mit Cacaobutter auszufüllen, und sodann Wasser unter Druck durch die Zellwände hindurch zu filtriren. Da dieses nicht gelang, behauptete er, das Imbibitionswasser in den Zellwänden sei auch bei der Transpiration unbeweglich. Diese Schlußfolgerung ist aber unrichtig und hat mit der Imbibitionstheorie überhaupt nichts zu thun. Der ganze Werth der Imbibitionstheorie liegt eben darin, daß das in den Zellwänden imbibirte Wasser gegen Druck- und Filtrationsvorgänge überhaupt nicht reagirt; ebenso gut wie man das Imbibitionswasser der Zellwände durch Druck in Bewegung setzen könnte, ebenso müßte man die Salzatome in einer Salzlösung oder die Moleküle des Krystallwassers in einem Krystall durch Druck in Bewegung setzen können. Das Wesen der Imbibitionstheorie liegt eben darin, daß das imbibirte Wasser keinem Druck unterliegt und deshalb befähigt ist, der Schwere zum Trotz in jede beliebige Höhe eines Baumes emporzusteigen. Zudem hat SACHS in seinem Aufsatz über die Porosität des Holzes bereits dargelegt, daß imbibirtes Wasser gegen Druck von außen her unempfindlich sein kann und bei dem Trans-

---

1) Botanisches Zentralblatt 1883. Bd. XIII. No. 99.

spirationsstrom handelt es sich überhaupt nicht um Druck, sondern um ganz andere mechanische Ursachen, welche das Imbibitionswasser des Holzes in Bewegung setzen, was hier nicht ausführlich wiederholt zu werden braucht.

Ich mußte diese Betrachtungen hier in den Vordergrund stellen, weil ich im Gegensatz zu ELVFING's Ansichten die Druckwirkungen gerade dazu benutzt habe, um darauf aufmerksam zu machen, daß durch die geknickten Sprosse keine Filtration von Wasser unter Druck möglich ist. Mir kam es nämlich darauf an, durch die Resultate des Filtrationsdruckes zu beweisen, ob an geknickten Stengeln noch offene Zellenlumina vorhanden sind. Ich habe angenommen, daß, wenn unter starkem Druck keine Filtration von Wasser durch solche Stellen möglich ist, dann die Lumina der Zellen verschlossen sind. Wenn also ELVFING aus seinen Filtrationsversuchen irrthümlicher Weise die Unbeweglichkeit des Imbibitionswassers in den Zellwänden bei der Transpiration folgerte, so hat das mit meinen eigenen Versuchen, bei welchen die Unverschiebbarkeit des Imbibitionswassers durch Druck als selbstverständlich vorausgesetzt wird, gar nichts zu thun. Als Grundsatz gilt: das in den Zellwänden imbibirte Wasser ist durch gewöhnliche Druckkräfte überhaupt nicht verschiebbar, und wenn Filtration unter Druck eintritt, so geschieht dies durch die Zellhohlräume. Von diesem Gesichtspunkt aus also sind die folgenden Versuche zu beurtheilen.

Der wahre Sinn meiner Versuche liegt also in der Beachtung folgender 3 Punkte.

1. Ein Zweig wird scharf geknickt, so daß der Gipfeltheil desselben rückwärts dem basalen anliegend längere Zeit angebunden bleibt.

2. Während eines längeren Zeitraumes bleiben nun die Blätter des Gipfeltheiles oberhalb der Knickung frisch, d. h. es findet ein Transpirationsstrom im Holze statt, der nothwendig die Knickungsstelle passirt.

3. Das Basalstück wird nun abgeschnitten unterhalb der Knickung, oberhalb der letzteren wird auch der Gipfel abgeschnitten; die basale Schnittfläche wird auf dem kurzen Schenkel eines Manometerrohres befestigt. Hier ist die basale Schnittfläche mit Wasser in Berührung, während im langen Schenkel des Uförmigen Rohres ein beträchtlicher Druck durch Quecksilber auf das Wasser des kurzen Schenkels geübt wird. Es werden nun zweierlei Versuche gemacht; zuerst wirkt der Druck an dem noch geknickten Sproß; sodann wird die Knickung beseitigt, während der Druck weiter wirkt.

Wenn sich hierbei nun zeigt, daß durch den geknickten Sproß trotz hohen Quecksilberdruckes kein Wasser hindurchfiltrirt, während nach Aufhebung der Knickung die Filtration eintritt, so ist damit bewiesen, daß an der geknickten Stelle keine offenen Zellenlumina vorhanden waren, daß dieselben aber nach Aufhebung der Knickung vorhanden sind.

Ein derartiger Versuch stellt also 2 Thatsachen fest: erstens, daß während längerer Zeit durch die geknickte Stelle ein Transpirationssystem hindurchgegangen ist, und zweitens, daß durch beträchtlichen Druck keine Filtration durch die geknickte Stelle möglich ist. Der Schluß aus diesen Prämissen lautet also: der Transpirationsstrom kann an der geknickten Stelle nur in der Substanz der Zellwände sich bewegt haben und diese Bewegung kann nicht durch Druck veranlaßt worden sein, mit einem Wort, der Transpirationsstrom kann nur als Bewegung des in den Zellwänden imbibirten Wassers aufgefaßt werden.

Derartige Versuche lassen sich aber nicht mit jeder beliebigen Pflanzenart anstellen: manche Stengel brechen einfach bei starker Knickung, und auch wenn das nicht der Fall ist, kann doch erst das Resultat der unter No. 3 genannten Filtrationsproben darüber Gewißheit geben, ob durch die Knickung auch alle Hohlräume der Zellen geschlossen worden sind; dies mikroskopisch feststellen zu wollen, halte ich für ein vergebliches Bemühen. Auch darauf muß noch aufmerksam gemacht werden, daß bei langer Dauer des Versuches nach stattgehabter Einknickung möglicherweise neue Holzelemente sich nachträglich, besonders auf der konvexen Seite und an den beiden Flanken bilden könnten, und solche nachträglich entstandenen Holzelemente könnten dann bei dem Manometerversuch sich als filtrationsfähige Kanäle erweisen.

Unter sehr zahlreichen anderen Pflanzen, welche ich derartigen Versuchen unterwarf, lieferten besonders Salix alba, Caragana microphylla und Cannabis sativa gute Resultate.

Es liegt in der Natur derartiger Versuche, daß negative Erfolge aus mancherlei Nebenursachen immer möglich sind, und daß eben deshalb negative Resultate nichts beweisen. Das positive und allein beweiskräftige Resultat aber liegt darin, daß ein geknickter Sproß den Transpirationsstrom längere Zeit hindurchgelassen hat und daß dennoch keine Filtration durch die Knickungsstelle möglich ist; selbst ein einziger derartiger Versuch würde vollkommen beweisend sein für die Imbibitionstheorie, während etwaige Filtrationsfähigkeit der geknickten Stelle weiter nichts beweist, als daß zufällig noch offene Kanäle an derselben vorhanden sind.

Aus der längeren Reihe meiner Versuche will ich nun folgende näher beschreiben:

1. Am 24. Mai 1883 wurde ein 7mm dicker Zweig von Salix alba dem Versuch unterworfen. Er blieb am Stamme sitzen. Die Knickung wurde nicht auf einmal vollständig ausgeführt, um das Zerbrechen und Zerreißen von Holztheilen zu vermeiden; vielmehr wurde im Laufe von 2—3 Tagen die Knickung soweit bewerkstelligt, daß der Gipfeltheil rückwärts gekrümmt an den Basaltheil fest angebunden werden konnte. In dieser Lage blieb nun der Sproß bis zum 15. Juni, also 22 Tage lang, wobei die Blätter

sich vollkommen frisch erhielten, also jedenfalls ein dauernder Transpirationsstrom durch die Knickungsstelle hindurch ging.

Nun wurde der geknickte Theil des Sprosses abgeschnitten, so daß die beiden Schenkel zusammen 9 cm lang waren. Die basale Schnittfläche wurde auf dem kurzen Schenkel des Uförmigen Manometerrohres befestigt. Wie bei allen derartigen Versuchen, müssen die Schnittflächen des Holzes vollkommen glatt sein und muß dafür gesorgt werden, daß das Wasser, welches durch den Quecksilberdruck eingepreßt werden soll, rein bleibt; daher sind Kautschukschläuche (zur Befestigung des Sprosses auf dem Manometer) von vulkanisirtem Kautschuk, weil sie das Wasser verunreinigen, zu vermeiden; ich habe hier und bei allen anderen Versuchen nur Schlauchstücke von reinstem schwarzen Kautschuk benutzt, wie sie im botanischen Institut zu Würzburg, besonders bestellt, vorräthig gehalten werden.

Nach hergestellter Verbindung des geknickten Zweiges mit dem ungefähr 20 cm langen kurzen Schenkel des Uförmigen Rohres wurde nun durch Eingießen von Quecksilber in den 80 cm hohen langen Schenkel der Druck allmählich gesteigert; je 2 Stunden lang war der Druck 20—40—60 cm Quecksilber, zuletzt 4 Stunden lang ein Druck von 80 cm Quecksilber.

Trotz dieses lang andauernden und einen sogenannten Atmosphärendruck übersteigenden Druckes trat dennoch kein Wasser am Querschnitt des geknickten Gipfels hervor, obgleich durch die Knickungsstelle der Transpirationsstrom 22 Tage lang hindurchgegangen war.

Darauf wurde nun der umgeknickte Gipfel losgebunden, und in die Richtung des basalen Theiles gerade gestellt, wobei die übrige Einrichtung des Apparates ungestört blieb. Durch die Geradestreckung des geknickten Theiles wurden nun die Kanäle im Holz wieder geöffnet und unter dem fortbestehenden Druck von 80 cm Quecksilber trat nun sofort Wasser an der oberen Schnittfläche hervor, und zwar so reichlich, daß in 30 Minuten 4,5 ccm aufgesammelt werden konnten. Knickte man den Zweig zeitweise wieder zurück, so hörte auch die Filtration wieder auf.

Durch die dauernde Einknickung des Zweiges waren aber offenbar die Hohlräume dauernd deformirt worden, denn als ich unter der Knickungsstelle den Sproß durchschnitt, steigerte sich die Filtrationsgeschwindigkeit unter fortdauernd gleichem Druck auf nahezu das Dreifache.

Ein Versuch mit einem anderen 1,2 cm dicken, ebenso behandelten Zweige von Salix alba ergab dasselbe Resultat, und bei einem dritten Zweige von Salix alba, der 0,5 cm Durchmesser hatte, konnte ich bei einem Druck von 85 cm Quecksilber selbst bei 16stündiger Einwirkung noch keine Filtration durch die geknickte Stelle beobachten. Dagegen begann die Filtration sofort, als ich innerhalb der Knickungsstelle den Sproß durchschnitt.

Caragana microphylla. Ein Zweig von 0,55 cm Dicke wurde zweimal geknickt und 3 Wochen später an dem Manometerrohre untersucht. Bei einem Druck von 60 cm Quecksilber wurde erst nach 3 Stunden die obere

Schnittfläche ein wenig feucht; nach weiteren 3 Stunden bei 80 cm Quecksilberdruck kam ein kleiner Tropfen filtrirten Wassers zum Vorschein. Der Kontrollversuch ergab das oben beschriebene Resultat.

Einige ebenso behandelte Zweige der beiden genannten Pflanzenarten fand ich dagegen trotz der Einknickung bei hohem Quecksilberdruck noch permeabel, was offenbar davon abhing, daß bei der Knickung eben nicht alle Hohlräume sich schlossen, und daß vielleicht auch Bildung neuer Holzelemente mit offenen Hohlräumen stattgefunden hatte. Wie schon erwähnt, können solche Versuche überhaupt nichts beweisen.

Cannabis sativa. Am 6. Juli machte ich bei zahlreichen kräftig wachsenden Stengeln doppelte Knickungen in der Weise, daß dieselbe Seite einmal konvex und einmal konkav wurde. Die über der doppelten Knickung liegenden Gipfeltheile blieben vollkommen frisch, obwohl sie bei Wind und Sonnenschein einer kräftigen Transpiration unterlagen. Acht Tage später wurden einige derselben auf das Manometerrohr gesetzt und auf ihre Filtrationsfähigkeit geprüft. Es zeigte sich nun, daß einige dieser Sprosse selbst bei mäßigem Drucke noch mehr oder weniger Wasser durch die Knickungsstellen hindurchfiltriren ließen. Dagegen fand ich aber auch zwei Sprossen, welche bei 60 cm Quecksilberdruck auch nach mehreren Stunden kaum eine Spur von Filtrat erkennen ließen.

Auch hier muß hervorgehoben werden, daß die letztgenannten Versuche allein beweiskräftig sind, und deshalb lege ich auch auf verschiedene mit Gramieen, Hablitzia, Cephalaria etc. gemachte Versuche, bei denen durch Knickung ein genügender Verschluß der Kanäle nicht eintrat, keinen Werth.

Aber selbst in solchen Fällen, wo ein vollständiger Verschluß der Hohlräume von Zellen und Gefäßen durch die Knickung nicht erfolgt, müßte doch eine wesentliche Verminderung dieser Kanäle und somit auch eine starke Verminderung des Transpirationsstromes eintreten, wenn sich dieser überhaupt in den Hohlräumen des Holzes bewegte, und diese Veränderung müßte sich dadurch bemerklich machen, daß die Sproßgipfel oberhalb der Knickung welken. Dies geschieht jedoch nicht, wie zahlreiche Versuche z. B. an Phlomis tuberosa, Bryonia alba, Rosa, Salix viminalis und purpurea, Polygonum Sieboldi, Melilotus alba, Menispermum canadense erkennen ließen.

Die rückwärts geknickten Sproßgipfel bleiben vielmehr in dem Grade frisch und lebenskräftig, daß sie gewöhnlich sehr energische geotropische Aufwärtskrümmungen erfahren, was jedenfalls ein Zeichen kräftigster Turgeszenz und energischer Wasserzufuhr durch die geknickte Stelle ist.

§ 4. Versuche mit eingekerbten Zweigen.

Macht man einige Centimeter übereinander an den entgegengesetzten Seiten eines Astes mit Hilfe einer Säge oder eines Messers Einkerbungen,

so tief, daß das Mark erreicht oder selbst überschritten wird, so verhindert dieser Eingriff, wie schon HALES erkannte, keineswegs die Kontinuität des Transpirationsstromes im Holze, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, daß die Blätter am Gipfeltheil eines so behandelten Sprosses bei namhafter Transpiration lange Zeit frisch bleiben.

Durch die beiden nahe übereinander, wenigstens bis in die Mitte reichenden Einschnitte ist die Kontinuität aller Gefäße unterbrochen; ebenso ist die von der »Luftdrucktheorie« vorausgesetzte longitudinale Verbindung der Holzzellen aufgehoben. Indessen mag man über die hier einschlägigen anatomischen Verhältnisse denken, wie man will; die Resultate der hier zu beschreibenden Versuche zeigen abermals, daß durch die Unterbrechung der offenen Kanäle im Holz keineswegs der Transpirationsstrom aufgehoben wird, obgleich, wie ich zeigen werde, die Filtrationsbewegung durch diese Unterbrechung für solche Druckkräfte, die in den Pflanzen überhaupt in Betracht kommen können, aufgehoben ist.

Die Einkerbungen wurden zum Theil an Ästen vorgenommen, welche sich noch am Baum befanden, oder an solchen, die man vorher abgeschnitten hatte. Der hier ausführlich beschriebene Versuch wird übrigens zeigen, wie die Sache gemeint ist.

Ein reichbelaubter Ast von Viburnum Lantana wurde abgeschnitten, doppelt eingekerbt und mit seiner unteren Schnittfläche so in Wasser gestellt, daß die Einkerbungen nicht mit eintauchten. Die beiden Einkerbungen von entgegengesetzten Seiten her lagen 4 cm übereinander und erreichten beide das Mark. Die eingekerbten Stellen wurden dicht mit Stanniol umwickelt, um die Austrocknung der Wunden zu verhindern. Das unterhalb der Einkerbung liegende Aststück, welches die Aufnahme des Wassers besorgte, war 12 cm lang.

Bei einer zwischen 19° und 21,4° C. schwankenden Temperatur betrug die Saugung am ersten Tage 92, an jedem der beiden folgenden Tage 90 ccm, wobei die Blätter des Zweiges vollkommen frisch blieben.

Darauf wurde das die beiden Einkerbungen enthaltende Stück abgeschnitten, um auf dem kurzen Schenkel eines Uförmigen Manometerrohres der Filtrationsprobe unterworfen zu werden. Selbstverständlich mußten die Wundflächen an den Einkerbungen verschlossen werden, denn es war vorauszusehen, daß an ihnen das eingepreßte Wasser herausfließen würde. Der Verschluß dieser beiden Wundflächen wurde durch Einwickelung der fraglichen Gegend des Aststückes in einen Kautschukschlauch mit dichter Drahtumwicklung desselben bewirkt. Offen blieben also nur die basale Schnittfläche, durch welche das Wasser eintreten mußte, und die obere, durch Wegnahme des Gipfels entstandene, durch welche der eventuelle Filtrationsstrom austreten konnte; zwischen beiden Flächen lagen die beiden Einkerbungen.

Das ganze so präparirte Stück war 12 cm lang, 1,3 cm dick.

Nachdem dasselbe auf dem kurzen Schenkel des Druckrohres mit Hilfe eines Kautschukschlauches befestigt war, wurde der Quecksilberdruck im langen Schenkel allmählich gesteigert, nach je 30 Minuten um 10 cm höher. Bis zu dem Moment, wo der Quecksilberdruck 60 cm erreicht hatte, blieb die obere Schnittfläche des Aststückes ganz trocken; dann aber kamen an zwei Stellen kleine unbedeutende Wassertröpfchen zum Vorschein. Ich erhöhte dann den Quecksilberdruck auf 76 cm und ließ denselben 12 Stunden lang einwirken. Zwar wurde nunmehr die Filtration etwas ausgiebiger, blieb aber immer noch äußerst gering, so daß in 12 Stunden kaum 2,2 ccm Filtrat austrat; bei dem Transpirationsstrom dagegen waren in den vorausgehenden Tagen während gleicher Zeiträume je 45 ccm Wasser durch den untersuchten Theil des Astes hindurchgegangen.

Nunmehr wurde das Aststück zwischen den beiden Einkerbungen vollständig durchschnitten, wobei das basale Stück seine Befestigung am Manometerrohr behielt. Für eine nunmehr folgende Filtrationswirkung war also die eine Hälfte des Holzes sozusagen offen, die andere durch die untere Einkerbung sozusagen geschlossen. Als nunmehr eine Wassersäule von 60 cm Höhe (was also 4—5 cm Quecksilberdruck entspricht) auf den unteren Querschnitt einwirkte, so trat reichlich durchfiltrirtes Wasser hervor an derjenigen Seite des Holzes, welche nicht durch die Einkerbung unterbrochen war. Sodann wurde der Druck bis auf 76 cm Quecksilber gesteigert, und nun zeigte sich, daß in 16 Minuten ein Quantum von 58 ccm Wasser durch denjenigen Theil des Holzes ausfloß, der nicht oberhalb der Einkerbung lag. Der ganze Querschnitt würde also ohne jene Einkerbung 116 ccm in 16 Minuten durch Filtration unter einem Atmospärendruck geliefert haben, wogegen in den vorausgehenden Tagen in je 24 Stunden nur 90 ccm dasselbe Holzstück als Transpirationsstrom durchfloß, den die Gasdrucktheorie auf den Atmosphärendruck zurückführen möchte.

Von einer Anzahl anderer derartiger Beobachtungen führe ich nur die entscheidenden Zahlen an, da Anstellung und Verlauf der Versuche derselbe blieb wie vorhin. Der Abstand der beiden Einkerbungen voneinander betrug immer 2—3,5 cm; die Länge der untersuchten Stücke 10—12 cm.

T i l i a p a r v i f o l i a. Durchmesser des Holzes 1,4 cm. Saugung des Astes in 24 Stunden 245 ccm bei 19,7° C. — Filtration bei 40 cm Quecksilberdruck = 0; bei 60 cm Quecksilberdruck begann dieselbe und betrug bei 76 cm in 12 Stunden 8,5 ccm Wasser.

P r u n u s i n s i t i t i a. Durchmesser des Holzes 1,6 cm; drei Einkerbungen übereinander. Während 24 Stunden sog der Ast 121,5 ccm Wasser bei 18,9° C. — Bei 20 cm Quecksilberdruck in 3 Stunden keine Filtration; bei 40 cm Druck binnen 2 Stunden 1 Tropfen; bei 60 cm Druck ebenso; bei 80 cm erhielt ich 0,5 ccm Filtrat in 3 Stunden.

T i l i a t o m e n t o s a. Durchmesser des Sprosses 1,5 cm; der Sproß verblieb am Baume; nachdem derselbe am 2. Juni doppelt eingekerbt worden

war, blieb der Gipfel frisch bis zum 20. Juni, wo der Sproß abgeschnitten und untersucht wurde. — Bei einem Quecksilberdruck von 40 und 60 cm war nach 8 Stunden keine Filtration zu bemerken. Bei 80 cm Quecksilberdruck erschienen nach 3 Stunden kleine Wassertropfen, die aber nach mehr als 9 Stunden kaum 0,1 ccm ergaben.

Quercus pedunculata. Durchmesser des Sprosses 1 cm; derselbe verbleibt am Baum, und nachdem die Einkerbung am 25. Mai stattgefunden, wurde der Sproß am 30. Juni zur Untersuchung abgeschnitten, nachdem in dieser langen Zeit kein Welken der Blätter eingetreten war. — Das die beiden Einkerbungen enthaltende Stück war gegen Filtration in dem Grade widerstandsfähig, daß Druckhöhen des Quecksilbers von 40 und 60 und sogar von 80 cm in 10 Stunden kein Filtrat an der oberen Querschnittsfläche herauspreßten.

Ähnliche Versuche mit Cydonia japonica, Acer opulifolium, Tilia parvifolia, Sorbus aucuparia, Syringa vulgaris, Ulmus campestris, Fagus silvatica gaben wesentlich dieselben Resultate; nur bei hohem Druck ließen manchmal die eingekerbten Zweigstücke ein sehr geringes Quantum von Wasser durchfiltriren, welches mit der Ausgiebigkeit des Transpirationsstromes in gar keinem Verhältniß stand.

Alle diese Versuche beweisen also, daß der Transpirationsstrom im Holz nicht durch Druckkräfte, wie die sogenannte Gasdrucktheorie sie fordert, in Bewegung gesetzt werden kann; daß vielmehr Kräfte ganz anderer Art, die mit hydrostatischem Druck in keiner Weise zusammenhängen, das Aufsteigen des Transpirationsstromes bewirken müssen, und zugleich beweisen sie, daß, wie schon oben hervorgehoben wurde, das Imbibitionswasser durch hydrostatischen Druck nicht in Bewegung gesetzt wird, weil eben das Imbibitionswasser der Zellwände ganz anderen Kräften unterliegt, welche eben bei dem Transpirationsstrom in Aktion treten. Ganz dasselbe beweisen auch die Versuche von Elfving, deren wahren Sinn derselbe aber mißverstanden hat.

Übrigens gelingt es nicht an allen Arten von Holzpflanzen, derartige Versuche mit Erfolg einzuleiten: als ich bei verschiedenen Salix-Arten, Alnus viridis, Populus nigra, Carpinus betulus, Ostrya u. a. die Einkerbungen in gewohnter Weise machte, starben die Zweige ab; welche Nebenumstände dies bewirkten, ist unbekannt, aber jedenfalls können derartige negative Resultate den obigen positiven gegenüber nichts beweisen. Vielmehr muß es wunder nehmen, daß der Versuch mit doppelter und selbst dreifacher Einkerbung bei so vielen Pflanzen ein so günstiges Resultat ergiebt, daß der Gipfel des operirten Sprosses, wochenlang der Sonne und dem Wind ausgesetzt, vollkommen frisch bleibt, was also einen dauernden und ausgiebigen Transpirationsstrom voraussetzt. Denn man darf nicht vergessen, daß durch die beiden bis in das Mark hinein reichenden Einkerbungen die Bahn des Transpirationstromes in ihrem Querschnitt sehr

vermindert und daß die gerade, normale Richtung des Stromes an den entscheidenden Stellen in schiefe Richtung umgesetzt wird. Offenbar ist aber die ganze Struktur des Holzes darauf berechnet, den Transpirationsstrom in der Längsrichtung der Fasern rasch zu leiten.

Schließlich habe ich noch eine Reihe von vergleichenden Versuchen angestellt, in der Art, daß möglichst gleichartige Zweige desselben Baumes bezüglich ihres Wasserverbrauches unter gleichen Umständen geprüft wurden, mit dem Unterschied, daß jedesmal der eine Zweig mit den genannten Einkerbungen versehen war, der andere aber nicht. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß die Zweige in Maßcylinder mit Wasser gestellt wurden und daß selbstverständlich die Einkerbungen nicht in das Wasser tauchten.

Wie zu erwarten, zeigte sich gewöhnlich, daß die von dem nicht eingekerbten Zweige aufgesogene Wassermenge größer war, als die des anderen. Dieser Unterschied war aber anfangs nur gering, steigerte sich in den folgenden Tagen und nach 6—8 Tagen vertrockneten gewöhnlich die eingekerbten Sprosse, als die unversehrten noch frisch blieben; das obenan beschriebene Viburnum lantana ließ aber keine so rasche Abnahme der Aufsaugung erkennen.

Einige Beispiele mögen hier näher beschrieben sein.

Fagus silvatica.

Der nicht eingekerbte Sproß nahm binnen 5 Tagen auf:
in je 24 Stunden: 126—155—144—132—97 ccm Wasser.

Der eingekerbte Sproß nahm gleichzeitig auf:
in je 24 Stunden: 124—99—14—8—2 ccm Wasser.

Syringa vulgaris.

Der nicht eingekerbte Sproß nahm auf:
in je 24 Stunden: 80—76—63—57—38—24 ccm Wasser.

Der eingekerbte:
43—34—13—10—11—8 ccm Wasser.

Cornus candidissima.

Der nicht eingekerbte Ast sog:
in je 24 Stunden: 52—34—32—28—22—19 ccm Wasser.

Der eingekerbte Sproß sog:
in je 24 Stunden: 41—29—24—16—9—3 ccm Wasser.

Die Thatsache, daß abgeschnittene Sprosse, in Wasser gestellt, von Tag zu Tag weniger aufsaugen, wurde schon von SACHS 1856 »Flora« p. 613 mitgetheilt, und später theoretisch verwerthet. Was uns hier gerade interessirt, ist nicht dieses, sondern daß bei eingekerbten Sprossen die Saugung von vornherein schwieriger ist, und dann viel rascher abnimmt, als bei

nicht eingekerbten Sprossen, wodurch die oben gemachte Bemerkung experimentell bestätigt wird.

Macht man dagegen die Einkerbungen an Zweigen, welche nicht abgeschnitten und in Wasser gestellt, sondern am Baum gelassen werden, so können dieselben bei vielen Holzarten, z. B. Syringa vulgaris, Pyrus malus, Pyrus spectabilis, Acer opulifolium, Abies, Taxus, Cupressus und Larix lange Zeit frisch bleiben, von Anfang Juni bis August.

Für die Imbibitionstheorie bieten alle diese Thatsachen keinerlei Schwierigkeit dar, und es muß den Vertretern der »Luftdrucktheorie« überlassen bleiben, dieselben nach ihrer Weise zu erklären.

IV.

On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells.

By

Walter Gardiner

B. A., Scholar of Clare College, Cambridge, and Demonstrator of Botany in the University.

A most important addition to our knowledge of the histology of tissues was made in 1863 by Sachs[1]) and in the following year by Hanstein[2]) when they demonstrated that in the sieve-tubes first described by Hartig[3]), there are perforations in the transverse partition walls, through which pass filaments of protoplasm, and that thus there is continuity between the protoplasmic contents of adjacent cells.

For a long time this discovery, although admirably confirmed and supported by the researches of Wilhelm[4]), Janczewski[5]) and Russow[6]), remained as an isolated fact until in 1880 Tangl[7]) published certain results which afforded some practical proof of the correctness of the suggestions as to the existence of a closer connection between cell and cell which had been first made by Hofmeister[8]) and subsequently more thoroughly and emphatically enunciated by Sachs[9]) and Strasburger[10]), for Tangl succeeded in showing that in the ripe endosperm cells of *Strychnos*, *Phoenix* and *Areca*, either the general cell-wall, or the closing membranes of the pits were traversed by fine threads of protoplasm.

---

1) Sachs. 'Flora 1863'. p. 68.
2) Hanstein. 'Die Milchsaftgefäße'. Berlin 1864. p. 23 et. seq.
3) Hartig. 'Bot. Zeit. 1854'. p. 51—54.
4) Wilhelm. Beiträge z. Kenntniß &c. Leipzig 1880.
5) Janczewski. Etudes comparées sur les tubes cribreux. Cherbourg 1882.
6) Russow. Sitzber. d. Dorpat. Nat. Gesell. 1882. p 350—389.
7) Tangl. Jahr. f. wiss. Bot. XII. p. 170—190.
8) Hofmeister. See Sachs' Vorlesungen. p. 102.
9) Sachs. 'Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie'. p. 102.
10) Strasburger. 'Bau und Wachsthum'. p. 246.

In the summer of 1882 while working at the Würzburg laboratory under the direction of Professor Sachs, I succeeded in demonstrating that in various pulvini, a direct communication between the cells is established by means of delicate protoplasmic filaments which traverse the pit-closing-membranes[1]). In subsequent papers[2]) I have detailed my further experiments and results, which are moreover confirmed by the researches of Russow[3]) who has proved that in the bast parenchyma cells and in the phloem-ray-cells of numerous plants e.g. *Populus*, *Salix* &c, the closing membranes of the pits are perforated by fine protoplasmic threads. Thus at length evidence appeared that in cells such as those of pulvini which unlike sieve-tubes cannot be regarded as modified for the purpose of serving as mere channels for conduction, and unlike inert endosperm cells are in active life — in such cells there is also an actual communication between one cell and another.

In the present paper I propose to give an account of my work as far as it has as yet progressed in which I claim to have proved that in various pulvini, in the cells of the leaf of *Dionaea*, in the parenchyma-cells of the stamens of *Berberis*, in a great number of endosperm cells, and in various ordinary vegetable tissue, there exists a demonstrable connection between the protoplasmic contents of adjacent cells.

I. Methods.

As it was important in a research of this kind that the material employed should be preserved with the minimum amount of change, a number of experiments were instituted in order to determine which of the many preservative reagents generally in use was the most servicable. When — as I shall point out later on — the plasmolytic condition is induced in a cell by treating it for some time with a 10 per cent solution of common salt, the protoplasm is caused to contract and separate away from the cell-wall, to which however it is still connected by delicate protoplasmic strings. Such plasmolysed tissue affords very favourable material for testing the relative fixing and preserving power of reagents. In addition I also investigated the effects produced on sections of fully grown tissue possessing large vacuoles, and upon the filaments of *Spirogyra* and other filamentous Algae. Alcohol, 1 per cent Osmic acid, 5 per cent Chromic acid, alcoholic and watery solutions of alum, and corrosive sublimate, saturated watery and alcoholic Picric acid were used. The strengths of the solutions were also varied, as occasion required since it seemed to me that owing to the diluting effect of the cell

1) Gardiner. Quart Journ. Micr. Soc. Oct. 1882.

2) Gardiner. Roy. Soc. Proc. Nov. 11. 1882 d. Roy. Soc. Proc. April 16. 1883 & Roy. Soc. Proc. Dec. 20. 1883.

3) Russow. loc. cit.



sap, some modifications might be required for vegetable tissues [1]). Gold chloride and Silver nitrate were also employed. The experiments pointed to the fact that treatment of small pieces of fresh tissue with a saturated watery solution of Picric acid gave the best results although these results were far from being perfectly satisfactory. When small pieces of the tissue were treated for some time ($^1/_4$ hr. to 2 hrs.) with this reagent, and subsequently with dilute (50 p. c.) and progressively stronger alcohol, the close relation existing between the protoplasm and cell-wall was fairly maintained, the latter having undergone but little shrinking. Still the amount of shrinking was sufficient to modify considerably the normal relations between protoplasm and cell-wall, and moreover the protoplasm was found to have become rigid and brittle. In consequence of these objections I regarded it as most satisfactory to give up the attempt to use preserved material; hence all the observations described below were made upon fresh material alone. [2])

I then proceeded to make a number of very careful observations upon the staining properties of as many dyes as I could obtain. Most of them were not remarkable for any well-defined selective staining power, but in the end I succeeded in finding two very excellent reagents for botanical

1) From my more recent Experiments I find that I had been working with too strong solutions of Osmic and Chromic acid. In the case of young tissue where the cells are full of protoplasm, exactly the same treatment may be resorted to, as in animal structures, but with fully grown and much vacuolated cells, much more care is required all rapid diffusion must be avoided, and the strength of the solution with which such tissue is treated, must be only slowly and progressively increased. The staining solution must also be approximately of the same specific gravity as that of the fluid in which the tissue is, at the time. I found that as regards Osmic and Chromic acid a 1% solution gave good results. The tissue is placed in such a solution for 12 or 24 hours. It may then be removed to 30% alcohol for a day, and into 50%, 70%, 90% and absolute as required. If it is to be mounted in glycerine it must in the same way be gradually brought into water: into very dilute glycerine (1 Glycerine to 10 water), and so on. In all cases small pieces of tissue must be used. The black staining produced by Osmic acid may be removed by treating the sections with Chlorine-water or by suspending them in alcohol through which Chlorine is allowed to bubble. The alcohol must be kept cool by means of a current of cold water. It is best not to act on large pieces of tissue, both because the bleacking then takes a long time, and because it is not well in a delicate investigation to expose a tissue to the prolonged action of chlorine. The method is a slight modification of that first proposed by MAYER (MÜLL. Arch. 1874. p. 321). As regards Picric acid, the saturated solution may have to be diluted with 3 times its bulk of water. For sea-weeds, Florideae &c the following method gives good results. Make a saturated solution of Picric acid in sea-water, add to it 3 or 4 times its volume of sea-water. The material is treated for $^1/_4$ hour to 1 hr and then placed in 30% alcohol &c. Finally for any ordinary investigation there is no doubt that absolute alcohol is the most useful reagent.

2) Alcohol material may be used but it must be recollected that it will always cause the protoplasm to shrink from the cell-wall, and the relation between the pit-membranes and the protoplasm will no longer be maintained.

research viz. Methylene blue which especially stains the cell-wall, and HOFFMANN's blue [1]) which especially colours the protoplasm. The only precautions required are that a fairly dilute solution of the dye should be made in Alcohol of a strength not greater than 50 per cent, and that the stained section should be washed in water [2]).

All experiments made with the view of attempting to detect the presence of protoplasmic filaments in the cell-wall when the wall was normal and intact met with but little success [3]), so that in investigating the subject of protoplasmic continuity the method of swelling the cell-wall, and subsequently staining with a dye which was found to especially stain the protoplasm, was adopted. Either Sulphuric acid or Chlor-Zinc-Jod. was used as the swelling agent, although every preference was given to the latter. Naturally Potash might have been used, but on account of the difficulties which attend the thorough washing out of that reagent and in consequence of its often deleterious action on the dyes, it was rejected when it was found that Chlor-Zinc-Jod. answered every purpose. Since for the two reagents employed the methods are somewhat different it seems best to treat of them separately.

1. *Method with Sulphuric acid.*

During the earlier part of my work I was accustomed to use Sulphuric acid, in combination with HOFFMANN's Violet. This latter reagent, at the time of staining, colours equally both protoplasm and cell-wall. If however the section be treated for some time with dilute glycerine, the staining of the cell-wall is removed, and the protoplasm alone remains clearly stained [4]).

In working with Sulphuric acid, the fresh material is first cut in water. A section having been taken up with a platinum spatula and the excess of water removed with blotting paper, a drop of strong Sulphuric acid is placed upon it, and allowed to act for a short time — usually a few seconds. The section is then plunged into water and rapidly washed. After several wash-

1) Since the various aniline dyes even though possessing the same name differ materially in their staining reactions, I may mention that this particular blue is known as HOFFMANN's blue (Aniline blue) and may be obtained from MORELLI in Würzburg.

2) Like Mayer ('Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel'. Vol. II 1880) I found that dyes containing a high percentage of alcohol stain more diffusely than those of weaker grades.

3) In certain instances where the threads were well developed, e. g. Bentinckia, Tamus etc. the threads can be distinguished when the sections are merely mounted, in water, or dilute glycerine & if a little Jodine be added they are very clearly brought into view. This is a very important point, and proves that the phenomena detailed in the present paper are not artificially induced by reagents.

4) A very useful reagent for the demonstration of sieve-tubes may be made by dissolving the HOFFMANN's violet in strong Sulphuric acid. After treatment with this solution the sieve-tubes are well brought into view, and moreover all lignified tissue assumes the usual gold yellow tint, as after treatment with Aniline chloride and hydrochloric acid.



ings it may be stained and mounted. As a staining reagent either HOFFMANN's violet or preferably HOFFMANN's blue may be used. In the case of HOFFMANN's violet the section is quickly stained, washed in water and then placed for 24 hours or more in dilute glycerine which dissolves out a great portion of the dye from the stained cell-wall and at the same time removes the peculiar staining of the pits which, if allowed to remain, is apt to lead to very delusive results. The section is finally mounted in glycerine.

When HOFFMANN's blue is used a moderate quantity of the dye is dissolved in a $50^0/_0$ solution of alcohol to which has been added a few drops of acetic acid. After staining, the sections are washed in water and mounted in glycerine. Or a sufficient quantity of the dye may be dissolved in a $50^0/_0$ solution of Alcohol which has been saturated with Picric acid, until the solution assumes a dark greenish blue tint. This solution — the properties of which will be dealt with under the head of Chlor-Zinc-Jod. — I shall speak of as Picric HOFFMANN's blue. After staining, the sections are washed in water and mounted in glycerine as before, or after treatment with alcohol they may be cleared with clove oil, and mounted in Canada balsam.

2. *Chlor-Zinc-Jod.*

In TANGL's method, which was the same as HANSTEIN had employed for demonstrating the perforation of the sieve-plate, sections of endosperm were stained with Jodine and mounted in Chlor-Zinc-Jod. In such dry tissue as that of ripe endosperm cells, the cell-walls do not turn blue but merely remain stained with the ordinary yellow brown due to Jodine. The protoplasm on the other hand assumes a very dark brown colouration and after some time there comes into view a series of striae traversing the thickened cell-wall which from their colouration, and from the fact that their depth of staining varies pari passu with that of the protoplasm, are taken to be essentially protoplasmic in character.

Although in such cases where it can be applied the method is of great value, it will be seen that it is attended also with some disadvantages; for, firstly, in tissues containing a higher percentage of water the walls assume the ordinary cellulose blue, which at once prevents the threads from being seen, and secondly, on account of the extensive and very varied[1]) staining properties of the Jodine the results obtained by it alone cannot be taken as entirely conclusive. Nevertheless, where practicable, TANGL's method is of great use to give at least an idea of the existence of the protoplasmic filaments, and moreover the staining of the threads with Jodine is much more distinct than with any other reagent I have yet been able to employ.

———

1) Thus besides its well known reactions with protoplasm, cell-wall and starch, Jodine gives a blue colour with mucilage, with the cell-walls of certain fungi, with the phloem of Lycopodium, with the cell-walls of the endosperm cells of *Paeonia officinalis* (VINES) and of *Ardisia crenulata* and *Ardisia polytoca* (GARDINER).



To obviate the difficulties I have mentioned above I attempted to use the same modification as I had done in the case of Sulphuric acid viz. to treat first with Chlor-Zinc-Jod. and, having well washed out the section, to stain with Hoffmann's blue. In this however, like Tangl, I was at first unsuccessful, for although by the Jodine and Chlor-Zinc-Jod. treatment, well defined threads were plainly seen, yet on staining, no colouration whatever was produced. However from a number of experiments that I instituted in order to acertain why this occurred, I observed that when such sections were treated with solutions of well coloured crystalline bodies, such as picric acid, gold chloride, chromic acid, something of the threads could be seen. This led me to believe that I had to deal merely with a phenomenon of diffusion, for my aniline dyes were essentially colloidal in character, and it seemed not improbable the solution of such colloidal substances would not diffuse into the delicate strands of colloidal protoplasm. Consequently I adopted the modification of dissolving the Hoffmann's blue in a 50% solution of alcohol saturated with picric acid and on washing out I found the threads well stained — the picric acid bodily carrying, as it were the solution of the dye into the fine protoplasmic strands. Picric acid has also another valuable property in that it tends to prevent the staining of cell-wall by dyes which, although possessing an especial affinity for the protoplasm, will stain the cell-wall also unless some such restraining reagent be used.

I am now in a position to give my method with Chlor-Zinc-Jod. in full. Sections are stained with Jodine and mounted in Chlor-Zinc-Jod. Then if the material is favourable one may see something of the threads, or at any rate obtain some information as to their probable presence or absence. After being exposed to the action of Chlor-Zinc-Jod. for about 12 hrs. the sections are well washed; stained with Picric Hoffmann's blue, washed again in water, and finally mounted in glycerine, or what is often better still, placed in alcohol, first dilute, and at length absolute; cleared with clove oil, and mounted in Canada balsam. In those cases where the tissue rapidly swells under the action of the reagent, as in the endosperm of *Strychnos nux-vomica*, *Bauhinia* and *Tamus*, the action need not be so prolonged, and the excessive swelling must be prevented by the use of alcoholic Jodine at the outset, and in a similar manner it may be washed with alcohol instead of with water, otherwise the threads will be so displaced and altered as to be almost or entirely invisible.

These then are the two principal methods. As regards the management of the reagents, and the length of time they must be allowed to act in order to obtain a satisfactory result, it is clear that the manipulation must be varied to a certain extent to suit the requirements of the various kinds of tissue, as it is thin walled or thick, easily swollen or swollen with difficulty. The use of Sulphuric acid is attended with by far the greater amount

of difficulty, for if it be allowed to act for too short a time the cell-wall will not be sufficiently swollen, while if the treatment be somewhat prolonged, the middle lamellae of the cells are liable to swell, and at the same time stain, and, when in such a condition, will hinder all successful observation of the threads which may traverse their substance. Upon still further action the protoplasm itself commences to be attacked. With Chlor-Zinc-Jod. on the other hand, where the action is much more regulated and gradual, but little precaution as to length of time need be observed.

Besides the difficulty of regulating its action, there are still other and grave objections to the use of Sulphuric acid. One of these is that no matter how carefully the acid is added to the tissue, and no matter how quickly the washing in water is accomplished, there will be a very considerable evolution of heat attending the hydration of the acid, which is liable to accelerate its action and to cause very grave changes in such delicate structures as fine protoplasmic filaments traversing the cell-wall. Secondly the folding up and general displacement of the tissue consequent upon the action of such a violent reagent, greatly increases the already existing complications which attend all observations connected with minute histology.

For these reasons, while I still regard Sulphuric acid as a very valuable reagent, both for swelling up resistent tissues upon which Chlor-Zinc-Jod. has but little action, and for demonstrating in an unusually clear way the remarkable manner in which the apices of the protoplasmic processes, entering the pits, cling to the pit-closing-membrane, yet I am convinced that it must be looked upon as the less satisfactory of the two, and that the phenomena produced in consequence of its action can only be rightly interpreted in the light of the more certain results obtained by the use of Chlor-Zinc-Jod. Finally I am of opinion that for all tissues which will swell sufficiently under its action, my Chlor-Zinc-Jod. method may be regarded as perfectly satisfactory, and that after treatment with Picric-HOFFMANN's-blue and subsequent washing in water, nothing but protoplasmic structures will be stained. In clear instances where a thick closing-membrane is plainly traversed by threads, it can be demonstrated with ease that while the individual threads are well stained, the substance of the pit-membrane itself experiences no colouration, even when the section has been exposed to the action of the dye for a long time. When the pits are smaller and the threads less clearly defined it is more difficult to observe that the substance of the pit-membrane is still free from colouration, and when owing to the thinness of the closing-membrane, all appearances even of striation cease to be recognizable, we are only able to observe an apparent staining of the entire membrane. But I am convinced from my own tentative experiment, and I think anyone who follows this paper to the end, will be convinced also that such staining points not to the colouration of the substance of the pit-membrane, but to the staining of protoplasmic filaments traversing its structure.



With regard to other manipulative details I should mention that besides a platinum lifter, I also used platinum needles and that I was careful to thoroughly brush all the sections with a camel-hair-brush, both, after the action of the acid, or of Chlor-Zinc-Jod. and after staining. This I regard as a detail of some importance.

In order to prove that the threads traversing the cell-wall were in reality protoplasm, I employed with success a solution of Molybdic acid in strong Sulphuric acid, which has the advantage of swelling the cell-wall and at the same time colouring the protoplasm. If Molybdic acid be dissolved in strong Sulphuric acid a colourless solution is obtained which, with Alcohol or many other substances of an organic nature, gives a beautiful blue colour. So delicate is this reaction that the blue colour is developed even when the liquid is kept in a stoppered bottle in consequence of the previous introduction of some foreign matter of an organic nature. I found that such a solution while not affecting the cell-wall for some time gave a fine blue colouration at once with the protoplasm. If then a section of some living endosperm such as *Tamus* be treated with this reagent, it will swell up the cell-wall and will commence to dissolve the protoplasm; the fine threads perforating the walls will remain for some time unacted upon, and while the main protoplasmic mass will assume an intense blue, the threads in addition will be perceptibly coloured.

At an early stage in this research I was struck with the peculiar properties of the pit-membrane as compared with those of the rest of the cell-wall.

For instance, after staining with Jodine and Chlor-Zinc-Jod., whereas the general cell-wall assumes the usual blue tint, the pit-membrane is but slightly coloured, and indeed when the membrane is somewhat thin may not appear to colour at all, although the examination of a fine transverse section of the pit will prove that a definite staining has taken place. But the depth of the staining certainly appears less than one would expect in proportion to the thickness of the membrane.

Methylene blue stains both the wall and the pit-membranes a fine light blue, and after the action of Sulphuric acid the swollen wall assumes a much lighter tint, owing to the fact that the quantity of the dye taken up by the cell-wall is now distributed over a relatively larger space. If a section be cautiously treated with Sulphuric acid, washed and stained, it will be seen that whereas the general swollen wall is coloured a light blue, the bottoms and the sides of the pits will still assume the darker blue colour of the unswollen cell-wall, and will thus be clearly marked out. If however another section be treated for a longer time with acid, or if the same section be a second time exposed to its action, it will be seen on staining that no special colouration of the bottoms and sides of the pits can be detected, but that the whole swollen wall is of an uniform light tint.

This phenomenon evidently points to the fact that the substance of the pit-closing-membrane and of the layers immediately surrounding the pit-cavity are more resistent than the rest of the cell-wall. Exactly the same thing was noticed by STRASBURGER [1]) who proved that by cautious treatment of a section with dilute Sulphuric acid or with weak Ammoniacal oxide of Copper the middle lamella and the pit-closing-membrane remained while the rest of the cell-wall suffered solution. With stronger solutions of the above reagents he likewise found that the pit-membrane also disappeared. Evidently the fact of not using some staining reagent prevented him from demonstrating that the sides of the pits, as well as the pit-membrane itself, are more resistent than the general cell-wall.

Exactly the same phenomena are observed when a section after cautious treatment with Sulphuric acid is stained with Methyl violet. In the case of Methylene blue the protoplasm is not coloured, but when Methyl violet is used a deep staining of that structure occurs, the tint of which is the same as that of the bottoms and sides of the pits: for whereas the general cell-wall assumes a violet colour, the protoplasm, the pit-membranes and the pit sides appear of a deep purple. Now since protoplasmic processes from the main protoplasmic mass may project for some distance into the swollen pits, when such a stained section of pitted tissue is examined it appears as if there were in any two contiguous cells, filaments of protoplasm of a purple colour traversing the thickness of the violet cell-walls by means of the pits, and thus establishing a direct continuity of the protoplasm from cell to cell. However after prolonged treatment with dilute glycerine this purple colour dissolves from the pits, and the protoplasmic processes are left clearly seen and may or may not be the means of establishing a continuity between the cells. As in the case of Methylene blue so also here a more lengthy treatment of the tissue with acid will swell up the pit-membranes, and when in that condition the pits will assume the same colour as the rest of the cell-wall [2]).

II. Observations.

Having thus described my methods at some length, I can now proceed to give an account of the results I obtained with pulvini and other organs in which a continuity of the protoplasm was shown to exist, and as the principal object of the paper is to study the relation which exists between protoplasm and cell-wall. I shall only quote such anatomical and physiological details as are necessary for the proper understanding of the organ in question.

---

1) STRASBURGER. 'Bau und Wachsthum'. Pages 16 & 22.

2) Whether this resistent character of the pit-membrane is due to the fact that it contains protoplasm in its structure must for the present be left an open question.



In structure the typical pulvinus consists of an axial vascular bundle which is surrounded by some eight layers of parenchyma cells. The whole organ is invested by a feebly developed epidermis and the parenchyma cells are very conspicuously pitted especially on their longitudinal walls. I studied in detail the pulvini of *Mimosa pudica*, *Robinia pseud-acacia*, *Amicia zygomeris* and *Phaseolus multiflorus*, of which Mimosa gave the best results. Thin longitudinal sections of a fresh pulvinus of Mimosa are cut in water: treated with Sulphuric acid, and stained as already described. Then if the operation has been successfully accomplished, the cell-walls will have undergone considerable swelling so as to be rendered almost invisible, and the protoplasmic bodies will present the appearance of a number of deeply stained irregularly shaped masses lying in the swollen substance of the cell-wall. From these main protoplasmic masses radiate numerous processes towards the pits, and in any two neighbouring cells the processes from the one central mass are exactly opposite those proceeding from the other, thus presenting a most characteristic appearance and resembling somewhat a preparation of corneal connective tissue which has been stained with gold chloride.

The appearances I have described are the natural outcome of the action of Sulphuric acid upon fresh sections of vegetable tissue and the whole process may be watched under the microscope. It will then be apparent that the following effects are produced. The protoplasm is almost immediately killed, and in this process, although some slight contraction may take place, it remains for the most part perfectly passive. The cell-wall rapidly commences to swell and in so doing drives before it the passive protoplasm, which in virtue of its previous vacuolation easily admits of being squeezed into a much smaller space. The effect of the swelling wall, as far as the pits are concerned, is to cause a narrowing of the diameter of the pit-cavity, while the closing membrane itself swells but little. The processes from the general cell-protoplasm which enter the pits are left in their normal position, although they are necessarily somewhat constricted, and, what is a remarkable fact, that portion of each process which immediately abuts on the pit-closing-membrane, usually sticks to the latter structure, and is held in position even though owing to the swelling of the cell-wall, a very appreciable tension may be set up and the processes may be drawn out into strands of great tenuity. In other instances, and especially when the action of the acid has been prolonged, the processes contract away from the closing membranes altogether. The narrowing of the diameter of the pit-cavity naturally assists to maintain the processes in position in a merely mechanical manner, but apart from this one can recognize with ease that the apices of the protoplasmic processes adhere with considerable tenacity to the closing membranes of the pits. For the same thing occurs in thin walled tissue where the narrowing of the pit diameter is inappreciable, and where moreo-

ver treatment with Jodine and Chlor-Zinc-Jod. demonstrates that the swo
sides of the pits are quite free from, and do not embrace the delica
drawn out protoplasmic processes That part of the process abutting o
the pit-closing-membrane has either a broad apex, or it may be drawn
fine point. In two opposite pits the protoplasmic processes may either l
have broad ends, or both pointed ends, or finally a broad-ended apex
have opposite it one whose termination is drawn out to a delicate p
all these various appearances depending upon the degree of action of
acid. The middle lamellae remain but little acted upon, and appear
delicate network marking out the limits of the cells. By proper treatn
with Glycerine all the staining may be dissolved from them, and after b
mounted for some time in strong Glycerine they may be rendered so in
spicuous as not to interfere with successful observation.

Having thus stated in detail the various phenomena presented by
cell-wall and the general cell-protoplasm, I now come to the most impor
part of the subject which deals with the evidence as to the occurrence
continuity of the protoplasm between one cell and another. The only s
gestion that we have hitherto had of such protoplasmic continuity was
remarkable fact of the hanging on of the protoplasm to the pit-membr
but this fact although it may be taken to afford some indication of the p
bable existence of a communication between adjacent cells, of itself actu
proves but little; for it is the existence of protoplasm in the cell-wall wh
has to be demonstrated and protoplasm may equally well be present tra
sing the pit-closing-membrane whether the protoplasmic processes adher
the pit-wall or whether they contracted away. This is an important po

Thus it is the pit-membrane which must be carefully examined.
a well prepared section of the pulvinus of *Mimosa* there appear after tr
ment with acid at first to be several ways in which the continuity of
protoplasm between adjacent cells is established. In some instance
appears as if fairly thick protoplasmic processes traverse the pits bodily
that the protoplasmic mass of one cell is directly continuous with that o
neighbour as if in fact the pits were open, and possessed no closing me
brane. In other instances it appears as if each process had become dra
out in the pit into a very delicate strand and that the two opposite a
nuated strands effect a junction by means of a small perforation in the
closing-membrane. Lastly it appears as if a sieve plate arrangement occ
I propose to consider these cases in some detail, and before so doing I th
it is necessary that I should state some of the difficulties which attend
observation of such structures, and also some of the precautions which m
be taken in order to avoid a false interpretation of the appearances wh
I have described above. Firstly the tenuity of the processes, and the thinn
of the pit-membranes necessitate the use of high powers, which must nec
sarily be manipulated with very great care. Again, owing to the actio

such a strong reagent as Sulphuric acid great displacement of the tissue is liable to occur. Lastly and most importantly the direction of the long axes of the pits, and consequently of the protoplasmic processes lie in all planes, and it is obvious that many processes which lie in a plane inclined even at a very slight angle to the plane of the coverslip will appear to touch one another and be continuous, although as a matter of fact they may be separated by a considerable space. Consequently the greatest precautions must be taken. All extraneous light should be kept from the eyes and it is best to work with the microscope under a wooden screen made for the purpose which admits light to the mirror only by means of a hole cut in the front. By careful observation one must learn to recognize exactly the effects which the acid produces, and the whole phenomena attending the swelling of tissues. It must be remembered that the middle lamella completely surrounds each cell, and that in a section the network of lamellae occur in all planes, and that the various constituent lamellae appear to intersect one another at all angles. In the examination of the processes and of the intercepting closing membranes the greatest possible care must be taken to acertain that the long axis of the particular pit in view lies as nearly as possible at right angles to the line of vision, or what is the same thing, lies in a plane parallel to the plane of the coverslip.

I will now deal with the various resemblances which as I have stated simulate an actual occurrence of a protoplasmic continuity. As to the appearance of a somewhat thick thread bodily traversing the junction between two opposite pit-cavities and necessitating the idea of open pits, it can be easily shown that it is fallacious, for thin sections either of fresh or alcoholic material, stained with Jodine and mounted in Chlor-Zinc-Jod. demonstrate that in every case a closing membrane is present, and that the ends of the two opposite processes are sharply defined from it. Such an appearance is due either to the fact that the plane of the long axis of the pits is inclined at an angle to that of the coverslip, or that the pit-membrane has not been swollen, and since it is very thin, slightly stained, and at the same time in the thicker sections difficult to define, it appears at first sight as if no pit-membrane were present, but a careful examination will generally enable one to see that an intercepting closing membrane is in reality present in all cases.

With regard to the fine processes appearing to perforate the closing membrane it is obvious that this necessitates the existence of a small pore in that structure. But by the most careful examination of pit-closing-membranes I have failed to detect the existence of any such perforation, and as in many instances the threads are of an appreciable size they such a perforation of the pit-membrane ought certainly to be recognized. On the contrary in the whole of my work on endosperms and other tissues there was no single instance of such a simple perforation, but a sieve arrangement was present

in every case. I have been able to explain such appearances in the fol ing ways. They may be produced: First, from the apparent overlappi unconnected threads which lie in a different plane to that of the cover Secondly, when two extremely attenuated threads lie very close to another, they may appear to be continuous, and may give the eye the pression that they really join, although great care and accurate focu will prove that such is not the case: Thirdly, that such an attenu thread coming from a main protoplasmic mass may be intercepted middle lamella lying above it which is free from it, but which appea be pierced by it. Frequently it will be seen that the attenuated process not yet reached its own pit, and further that the process on the other of the pit may be wide at its extremity, and that it is between these that the true pit-membrane intervenes.

Having thus disposed of two of the appearances of protoplasmic tinuity which may be produced when such a tissue as that of the pulvi of *Mimosa* is treated with strong Sulphuric acid and stained, it only rem for me to deal with the last of those mentioned above which is morec undoubtedly real namely, the appearance of a sieve-structure in the closing-membrane. In this instance one observes the following appeara Fixing on a favourable case in which two well defined broad protoplas processes are opposite one another, one can observe that between these darkly stained ends, and traversing the pit-membrane, there is a ligh stained area which appears to bridge over the swollen closing-membr and to unite as it were the two opposite and deeply coloured processes. form presented by this stained portion is usually that of a flattened sphe the diameter of each flattened end being the same as that of the pit-closi membrane, while in the direction of its greatest breadth it exceeds t diameter in consequence of its spheroidal shape. In favourable instanc and with a high power, an appearance of striation may be detected in t stained area, the striae running in a direction parallel to the long axis the pits, but making a curve in their course across the pit-membrane inste of traversing it in a straight line. The appearance of striation is howev exceptional, and as a rule, nothing more than the colouration, and the for that such colouration assumes can be made out. Between two opposi processes with pointed or attenuate ends the same structure natural occurs, and when the processes have contracted away from the closi membrane, it follows that a distinct interval between the deeply stain processes and the lighter stained area will occur though in successful prepared sections one cannot help being greatly struck with the wonderf tenacity with which the protoplasm clings to the closing membranes of t pits. In the parenchyma cells where the middle lamella is well develope and resistent, this structure, even after the prolonged action of glycerin offers some slight impediment to observation, but in the prosenchymato

cells surrounding the vascular bundle even this difficulty is removed, for there the middle lamellae become quite invisible. They too exhibit the same structure, but no striation can be observed, and moreover on account of their great swelling the protoplasmic processes projecting into the pits are separated by an appreciable distance from the pit-closing-membranes.

From the complete reliance which may be placed upon the staining of Picric HOFFMANN's blue, as a result of very numerous tentative experiments I am in a position to state that this peculiar colouration of the pit-membrane is due to the presence of protoplasm in its substance. From a careful examination of what takes place in other instances, and from a thorough comparison of this structure with numerous other structures of a like kind, one may further state that this staining is in reality caused by and is the expression of, a number of delicate protoplasmic filaments traversing the pit-membrane after the manner of the threads in sieve-tubes; that these filaments join on to the ends of the protoplasmic processes entering the pits, and that the whole closing-membrane is in fact a sieve-plate.

In formulating this statement it is important that we should clearly understand what are the exact points to be taken into consideration, in making a reliable comparison between this and other tissues. There are two principal facts to be dealt with, viz the thickness or thinness of the pit-closing-membrane and the size of the threads which traverse it. With a thick wall and a fairly thick thread we have the best possible conditions, and the whole structure will be easily seen. This actually occurs in many endosperms. Again there is the combination of a well defined thread, and a thin membrane. This state of things, which also occurs in certain endosperms is obviously much less favourable. With a thick wall and a thin thread the difficulties increase; and lastly the simultaneous occurrence of a very thin membrane and a very thin thread gives us the very worst combination, in which it is next to impossible, if not impossible altogether to see anything of any structure whatsoever and owing to the extreme thinness of the closing membrane so little colouration takes place that we cannot even define any staining, which would suggest the presence of protoplasmic filaments in that structure.

In *Mimosa* we have to deal with a case of some difficulty, for we have thin threads, and a somewhat thin closing membrane, but although the combination may be unfavourable it is certainly not at its worst, for there is a distinct and well defined colouration, and in addition an appearance of striation. In such tissues as the base of the leaf-stalk of *Prunus laurocerasus*, the pit-membranes are thicker, and in addition, the middle lamellae of many of the cells are quite invisible after swelling. Such a tissue treated by the Chlor. Zinc. Jod. method stained with Picric HOFFMANN's blue, and mounted in Canada-balsam demonstrates that in the clearly stained pit-membranes a distinct striation, and even distinct threads can be seen. From

this stage to that of complete clearness of structure where the threads may even be counted, the tissues of various endosperms give many examples and offer every gradation. Moreover when those which with a high power exhibit well defined threads, are examined under a low power of the microscope, they present exactly the same appearance as *Mimosa*, the stained area has the same figure of a compressed sphere in the closing membrane, and the threads which can no longer be distinctly recognized, give an appearance of striation or only a mere colouration. Every peculiarity in the structure of the endosperm threads, such as that frequently displayed in the peculiar sweep of the threads, giving rise to a much flattened spheroid form, are all faithfully reproduced in the tissues of pulvini and the like. These considerations and results, which will become even more evident after I have detailed my work with endosperms, will I think prove that a sieve-structure does prevail, and that it is moreover the only true means whereby a protoplasmic continuity is established in *Mimosa*. The fact of protoplasmic continuity is also very greatly supported by the wonderful adhesion of the protoplasm to the base of the pit-membranes. With Chlor. Zinc. Jod., at least as far as regards Alcoholic material, the tissue of the pulvinus of *Mimosa* swells but little, and after such treatment the evidence as to the presence of protoplasmic filaments traversing the closing membrane is limited merely to a definite staining of that structure.[1])

After swelling with Sulphuric acid the pulvinus of *Robinia* displays essentially the same structure as that of *Mimosa*; but there are much clearer examples of a sieve-arrangement, for the stained area connecting to neighbouring protoplasmic processes, shows a much more evident striation. In *Amicia* on the other hand I was unable to observe any appearance of striation, but only a uniform and apparently structureless stained area. In *Phaseolus* also the evidence as to continuity is limited to a mere staining of the pit-closing-membrane.

It is also of extreme interest to note that the degree of tenacity with which the apices of the processes cling to the pit-closing-membranes in the various examples I have named, bears some very definite relation to the degree of development of the threads crossing the pit-closing-membrane.

Thus in *Mimosa* the processes projecting into the pits continue to stick to the pit-membrane even though the tension upon them, as exhibited by their extreme tenuity, is very great. In many instances indeed they stick so closely to the membrane as to produce every impression of the existence of a direct continuity between the cells; and when, owing to the protoplasm having undergone considerable shrinking, such a tension has been brought to bear upon them that rupture finally ensues, such rupture, in a very great

1) I was unable to detect any difference between the appearance presented by the upper and lower sides of the pulvinus of Mimosa.



number of cases seldom occurs at the closing membrane itself, but nearly always, on one or on both sides of this point.

In *Robinia* in the same way the processes from the main protoplasmic mass are very attenuated, although they do not appear as tense as those of *Mimosa*, neither is the appearance of direct continuity so often visible. At the same time however the apices of the processes do not contract away from the pit-closing-membrane, but abut on to, and are placed in connection with each other, by means of, the striated, stained, and flattened sphere-like structure, of which I have so often spoken.

In *Amicia* on the other hand, the processes usually contract away very appreciably from the closing membrane, so that between this stained structure, and the more deeply coloured processes, a very considerable space may intervene, while in *Phaseolus* by the most careful preparation it is almost impossible to obtain sections which demonstrate that the processes entering the pits, bear any intimate relation to the pit-closing-membrane. I may remark that these phenomena bear no direct relation to the degree of development of the pits, for the pitting which occurs in *Amicia*, for instance is much more pronounced than that of either of the other three. [1])

In the prosenchyma cells surrounding the vascular bundle, the processes entering the pits appear always to contract away from the pit-membrane, but between the two processes the same stained area occurs as in the parenchyma cells.

In the organ of movement of *Desmodium gyrans*, I have but little doubt that the same structure prevails as in *Mimosa*, but on account of the extremely small size of the cells, and of the tissue in general I have been unable to make any definite observations.

A detailed examination of the leaf of *Dionaea muscipula* showed that in the parenchymatous cells there was an actual continuity, and the pit processes entering the pits clung to the closing membranes as in *Mimosa*. In the epidermal cells I could not observe that such was the case.

The walls of the cells of the secreting glands which abut on to the general tissue of the leaf are freely pitted, and it seemed to me that in some instances I could detect the existence of a continuity between them and the cells of the leaf parenchyma, but here again I can as yet make no positive statement. In the parenchymatous tissue of the stamens of *Berberis*, I could detect a definite colouring of the pit-closing-membrane. In the stamens of *Centaurea* and *Cynara* the cells are full of protoplasm, and exhibit little if any vacuolation. After treatment with Sulphuric acid, great contraction of the protoplasm occurs, and in any two adjacent cells, the protoplasm in contracting from the transverse walls, and also from certain areas on the

---

1) It is of great interest to note that the degree of tenacity with which the protoplasmic processes cling to the pits is in direct relation to their degree of sensitiveness.

longitudinal walls, does so with difficulty, and presents at those places the appearance of a somewhat drawn out mass, having a broadened apex which narrows as it joins the main protoplasmic body, reminding one very strongly of the appearance presented by the contents of such sieve-tubes as those of *Vitis* and *Cucurbita* after the action of Alcohol or strong Sulphuric acid. But I could not detect any connecting filaments, nor could I satisfactorily determine that the intervening wall was stained. The broad processes when viewed "en face" presented a spotted appearance suggesting the presence of short projecting filaments, but I can at present make no satisfactory statement concerning them. My investigations as to tendrils are also still incomplete.

The tissue of the base of the petioles of various leaves, is remarkable both for the great development of the pits in the cells, and for the thickness of the closing membranes.[1] In many instances the protoplasmic processes cling very markedly to the closing membranes even when treated with Chlor. Zinc. Jod., which does not kill the protoplasm as quickly as Sulphuric acid, and there may be detected in the pit-closing-membrane either a stained area showing no striation; a striated area, or in some instances definite threads which unite the apices of neighbouring processes and thus establish a communication between adjacent cells. Thus in *Aucuba Japonica* and *Prunus lauro-cerasus* distinct threads crossing the pit-membrane may be demonstrated. In *Acer pseudo-platanus* there is a doubtful striation while in *Ilex aquifolium* and *Aesculus hippocastanum* there is only a stained area in which no structure can be made out. All these results with leaf petioles were obtained with Chlor. Zinc. Jod. and Picric-HOFFMANN's blue.

Although the results which were obtained from a study of the tissues I have mentioned above, appeared to prove with the greatest certainty, the existence of a continuity of the protoplasm between adjacent cells yet one could but recognize, that if there could be brought forward instances in which the sieve-structure could be clearly seen and the individual threads easily demonstrated, the foregoing results would not only be more thoroughly established, but would be set upon the firmest possible basis, and proved beyond all possibility of doubt. There were at the time no other generally received instances of such continuity of the protoplasm except in the case of sieve-tubes — which after all could hardly be regarded as normal living cells — and in the dead endosperm cells of *Strychnos* where the structure was somewhat different. TANGL had indeed stated, and as I shall show later on, rightly stated, that in *Phoenix* and *Areca* a sieve-structure was present, but his results in this direction were not wholly confirmed by STRASBURGER[2]),

---

1) This was noticed by VON MOHL. See. Über die Verbindung der Pflanzen-Zellen unter einander. Tübingen 1835.

2) STRASBURGER. 'Bau und Wachsthum'. Pages 23 and 25.

who like myself was unable to see the threads, with anything like the same distinctness, that TANGL had represented in his figures, when sections of the endosperms were treated with Jodine and Chlor. Zinc. Jod.

In consequence of these considerations I determined to turn my attention to the study of thick-walled cells, and I naturally commenced with those of thickened endosperms, which on accounts of their large size and the thickness of their closing membranes, seemed to offer the most favourable conditions for an investigation of this kind and rendered it extremely probable that such threads as might exist would be easily seen. Of the structure of these cells I made a fairly detailed examination, although the conclusions which were arrived at, will admit of being shortly summed up. By means of the methods which I mentioned at the beginning of this paper I examined in detail the seeds of some fifty species of Palms, besides those of representatives of the following orders *Leguminoseae*, *Rubiaceae*, *Myrsineae*, *Loganiaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Dioscoriaceae*, *Melanthaceae*, *Liliaceae*, *Smilaceae*, and *Phytelephasieae* in all of which I found that the cells were placed in communication with one another by means of delicate threads traversing the walls of the cells. [1])

Palmeae.

I. *Arecineae*

Areca triandra. Roxb.
Areca Catechu. L.
Rhopalostylis Sapida. W. & D.
Stevensonia grandifolia. Duncan
Howea Belmoriana. Ben.
Kentia costata. Ben.
Caryota urens. L.
Manicaria saccifera. Gaert.
Didymosperma distichum. H. f.
Pinanga latisecta. Bl.
Heterospathe elata. Scheff.
Cyrtostachys Renda. Bl.
Archontophoenix Cunninghamii. W. & D.
Euterpe oleracea. Mart.
Euterpe edulis. Mart.
Hyophorbe Verschaffeltii. Wendl
Synechanthus fibrosus. Wendl
Calyptrogyne Schwartzii. H. f.
Calyptrocalyx spicatus. Bl.
Chamaedorea tinella. Wendl
Prestoea pubigera. H. f.
Ceroxylon andicola. H. & B.
Oncosperma horridum. Seem.

II. *Lepidocaryeae*

Calamus calicarpus. Griff.
Calamus fissus. Bl.
Mauritia flexuosa. Linn. f.
Plectocomia Himalyana. Griff.
Raphia Hookeri. M. & W.
Pigafetta elata. Becc.

---

1) I append below a complete list of the endosperms examined. To Sir Joseph Hooker I am indebted for kindly looking over for me and arranging the list of Palms.

III. *Borasseae*

Latania Loddigesii. Gaert.
Lodoicea Sechellarum. La Bill.
Geonoma vaga. Grisel & Wendl
Bentinckia Conda-panna. Berry.

IV. *Corypheae*

Thrinax sp.
Corypha elata. Roxb.
Licuala Rumphii. Bl.
Livistona Hoogendorpii. T. & B.
Washingtonia filifera. Wendl
Sabal umbraculifera. Mart.
Rhapidophyllum Hystrix. W. & D.

V. *Phoeniceae*

Phoenix dactylifera. L.

VI. *Cocoineae*

Cocos nucifera. L.
Cocos flexuosa. Mart.
Bactris sp.
Astrocaryum rostratum. H. f.
Syagrus botryophora. Mart.
Martinezia Aiphanes. Kl.
Maximiliana cariboea. Gr. & W.
Desmoncus sp.
Martinezia caryotifolia. H. & K.
Guilelma speciosa. Mart.
Diplothemium sp.

Leguminoseae.
Bauhinia variegata.

Rubiaceae
Galium aparine and Asperula odorata.

Myrsineae
Ardisia crenulata and Ardisia polytoca.

Loganiaceae
Strychnos nux-vomica and Strychnos Ignatia.

Hydrophyllaceae
Nemophila parviflora.

Iridaceae
Iris pseudacorus and Xiphium.

Amaryllidaceae
Bomarea oligantha.

Dioscoriaceae
Tamus communis and Dioscorea daemonorum.

Melanthaceae
Colchicum speciosum.

Liliaceae
Ornithogalum umbellatum and Asparagus officinialis.



Smilaceae

Ruscus aculeatus.

Phytelephasieae

Phytelephas macrocarpa.

The endosperm cells of seeds which are distinguished by their horny or cartilaginous character, are usually remarkable for the great thickness of their walls and often for their large size.

In by far the greater number of instances such cells are freely pitted although some rare exceptions to this typical structure are met with, as in the cells of *Tamus communis*, and *Strychnos nux-vomica*, the walls of which are uniformly thickened, and display no pitting whatsoever. Endosperm cells display every possible modification both of their size, of the thickness or thinness of the pit-closing-membranes and degree of development of their middle lamella. Thus while they are large in such endosperms, as *Lodoicea*, *Caryota* and *Manicaria*, they are equally small in *Geonoma*, *Chamaedorea*, and *Nemophila*. The pit-membranes though extremely thick as in *Howea*, *Latania* and *Heterospathe*, are usually thinner as in *Manicaria*, *Synechanthus* or *Syagrus*, while in *Bomarea*, *Ruscus* and *Aucuba*, their degree of development differs but little from that which occurs in ordinary vegetable tissue. The middle-lamella is often very inconspicuous as in *Tamus*, *Strychnos*, *Howea*, *Bentinckia* or *Latania*, but in other cases, e.g. *Stevensonia*, *Calamus* and *Ptychosperma* it is unusually pronounced.

With regard to their cell-contents one notices that as the seed ripens, great changes take place which finally end in the death of the cell. The nucleus usually becomes diffuse in outhrie and at length refuses to stain with Haematoxylin, and the protoplasm begins to show great alteration, and to diminish in quantity. [1])

Alemone-grains may be present as in *Tamus* and *Corypha*, and crystalloids as in *Martinezia* and *Diplothemium*, but more usually the protoplasm becomes scanty, and in its stead large granules make their appearance and very generally drops of oil, as in *Cocos*, *Strychnos*, *Kentia*, and *Brahea*. [2])

Finally the embryo represents the only living part of the seed, and upon germination, it simply preys upon, and gradually absorbs the dead endosperm cells, and whatever nutritive matter they may contain.

When sections of such endosperms, after having been swollen with Chlor. Zinc. Jod., and stained with Jodine — in those cases where owing to the small percentage of water present, the usual cellulose blue is not produced — or with Picric Hoffmann's blue, are carefully examined, it can be

1) In some seeds however it may be doubted as to whether the cells are dead e.g. *Tamus*. The fact was only noted in a few typical instances.

2) In the case of oily seeds the oil must be extracted with ether before treatment with Sulphuric acid or Chlor-Zink-Jod., otherwise it will smear over the sections.

demonstrated, that a continuity of the protoplasm between adjacent cells is established, in pitted cells by means of protoplasmic filaments traversing the pit-closing-membrane and in unpitted cells by means of filaments traversing the thickness of the walls. In certain instances the filaments may traverse both the walls, and the pit-closing-membranes.

These delicate threads or filaments, like the cells themselves, may present all possible modifications, as to size, as to destribution and as to structure. Seen with the greatest ease in such endosperms as *Thrinax*, *Bentinckia*, *Stevensonia*, *Latania*, *Howea*, *Heterospathe* and *Lodoicea*, they are less clearly demonstrated in *Sabal*, *Manicaria*, *Mauritia*, *Phoenix*, *Euterpe* (Areca) and in most of the *Cocoineae*, while in *Bomarea* and *Iris* little more than a striation can be made out, and in very many of the thin-walled endosperms merely a staining of the pit-membrane. The threads may be thick as in *Heterospathe*, *Lodoicea* and *Bentinckia*, or thin as in *Manicaria Dypsis*, *Oncosperma* and *Kentia*, and similarly they may be many or few in number.

The filaments obviously traverse the pit-closing-membrane, or the general cell-wall by means of delicate perforations in these structures, and thus in the case of pitted cells the closing membranes are exactly comparable to a sieve-plate, while in unpitted cells the whole area of the cell-wall must be regarded as a gigantic sieve-structure. Although in active living cells these fine channels contain living protoplasm, yet as the cells die the same changes take place in the contents of these channels as in the contents of the cells themselves. Thus in some instances, e. g. ripe seeds of *Phytelephas*, on account of the general scantiness of the protoplasm, the channels are almost empty, and contain only a few granules which stain but slightly with Jodine, and dissolve readily in Sulphuric acid. In *Heterospathe* in the same way the protoplasm has become so altered that although it will stain quite well with Jodine, it colours with difficulty — if at all with Picric HOFFMANN's blue, while in other instances where the modification is not so great e. g. *Bentinckia*, *Kentia*, *Lodoicea* the same well-defined blue staining of the threads occurs, which takes place equally in all normal protoplasm.

Having thus dealt in a somewhat general manner, with some of the characteristics common to endosperm cells, and the threads which traverse their walls, I will proceed to describe a few special examples in order to give some idea of the structure that a treatment with Chlor. Zinc. Jod., and Jodine or Picric HOFFMANN's blue, brings into view. *Latania Loddigesii* may be taken as a typical example of an endosperm in which communication between adjacent cells apparently takes place through the pits only. The protoplasmic threads which can be demonstrated either with Jodine, or with Picric HOFFMANN's blue are plainly seen to traverse the pit-closing-membrane.

The whole figure of the thread-complex as seen in longitudinal section

is that of a flattened sphere, the individual threads traversing the pit-membrane in a direction parallel to the long axis of the pit. The most external threads on either side of the thread complex in passing across the pit-membrane, bend out in a graceful curve, reminding one of the meridian lines represented on a globe, except of course that they do not converge so as to meet at a point as the meridian lines do at the north and south poles, but end bluntly at the intercepting free surfaces of the pit-closing-membrane. As one gradually approaches an imaginary line joining the centres of the two free surfaces of the pit-membrane, the curve of the threads becomes less and less, until immediately around this line, their direction becomes practically straight. In an en face view of the pit one sees the ends of the threads as small stained points, dotted over the closing membrane, and furthermore the well-defined circle of the pit itself appears to be surrounded by a less well defined and concentric circular area, which is the expression of the bending outwards of the threads; the outline of this area marks the limits of the curve of the most external of the threads; and in it, the separate threads of the thread-complex can be observed curving upwards towards the free surface of the pit-closing-membrane.

In unpitted cells in the same way e.g. *Tamus*, *Dioscorea* and *Strychnos* the threads do not run in a perfectly straight direction across the thickness of the cell-wall, but in each face of the wall, along which it is in contact with neighbouring cells, they become more curved the further they are from the central point of the face, in the very same way, as in the achromatin fibres observed by Strasburger, in the nuclear division attending free cell formation. Finally in certain instances, e.g. *Bentinckia*, *Howea*, *Lodoicea*, *Kentia* and *Asperula* both these means of communication are exemplified, for the pit-membranes and the general cell-walls too are traversed by protoplasmic threads. In *Hyophorbe*, *Livistona* and *Wallichia* the threads do not appear to curve, but traverse the closing membrane, in almost straight lines.

In *Euterpe* (*Areca*) *oleracea* and *Phoenix dactylifera*, I was unable to find that the threads were well defined after treatment with Chlor. Zinc. Jod., and Jodine, but after staining with Picric Hoffmann's blue, or after treatment with Sulphuric acid and Methyl violet they came quite as clearly into view, as Tangl represented in his figures of them.

In *Ornithogalum* also I was able to confirm Strasburger's results, and I have no doubt that the same structure would be equally well demonstrated in the cells of *Taxodium distichum*, and *Viscum album*. [1])

In *Bomaria oligantha* the closing membranes of the endosperm cells are somewhat thin, and the separate threads are hard to observe in longitudinal section but in an en face view of the pit the sieve-structure is clearly

---

1) See. 'Bau und Wachsthum'. Taf. I. Fig. 17 and Taf. II. Fig. 29.

visible. In *Aucuba Japonica*, and many other thin walled endosperms there can only be demonstrated a definite staining of the pit-membrane.

In Strychnos neither Tangl nor myself have been able to detect the presence of threads traversing the cell-wall in the layers of cells immediately beneath the free surface of the seed, but in *Tamus*, they can be seen in all the cells equally. Again in *Kentia*, *Howea*, and *Lodoicea* the threads traversing the general cell-walls could not be made out in the cells situated towards the centre of the endosperm tissue, but only in the more exterior layers, while in *Bentinckia* they can be demonstrated in a section of any part of the seed. In many instances it is a matter of some difficulty to observe that the threads actually cross the middle lamella, but in those cells in which that structure is but little developed, such as *Heterospathe*, *Latania*, *Lodoicea*, *Bentinckia*, *Tamus* &c the undoubted perforation of the middle lamella is plainly and conclusively evident. In ripe endosperm cells, the protoplasm has become so altered, or is so small in quantity, that it frequently shrinks from the cell-wall and it does not appear as if the threads traversing the closing membrane, were really continuous with the protoplasmic processes entering the pits, or in unpitted cells with the general protoplasmic body; but if living cells be taken, and after having been swollen with Sulphuric acid (which at once kills and fixes the protoplasm) are stained with Picric Hoffmann's blue, it will be apparent that the threads do unite with the general cell-protoplasm: that they are continuous with the pit processes, and that moreover these processes are in consequence actually held on to the pit membrane for example, in *Archontophoenix* or *Rhopalostylis*.[1])

The threads as demonstrated by Jodine are more distinctly brought into view than with Picric Hoffmann's blue and they also appear decidedly larger in size. The latter phenomena seems to be produced in consequence of the fact that the Chlor. Zinc. Jod. besides marking out and intensifying the staining action of the Jodine upon the actual threads themselves, gradually precipitates in virtue of its dehydrating properties the Jodine filling the capillary tubes. Thus Jodine appears to demonstrate the actual size of the channels, in addition to staining the threads which in ripe dead seeds have undergone a definite amount of shrinking, whereas Picric Hoffmann's blue in any case demonstrates the actual size of the threads alone. Moreover it appears as if there was even a further aggregation of precipitated Jodine around that already known down, for the channels appear abnormally large, and consequently the threads abnormally thick and the fact that in sections which have been first treated with Chlor. Zinc. Jod., and subsequently stained with Jodine, the threads have appreciably diminished in thickness, and appear less strongly defined certainly affords some evidence that such

1) This completely confirms my results with Mimosa, Robinia, &c.



a precipitation of Jodine actually occurs. Under this treatment threads present much the same appearance as with Picric Hoffmann's blue. Frequently the threads are not of an uniform size, but are thicker near the middle lamella, than near the free surface, but I am disposed to think that this is due to the greater swelling of that portion of the wall which adjoins the general cell-cavity. The pores or channels traversing the pit-membrane are extremely fine, and my attempts to inject a coloured liquid into small pieces of the endosperm which, by means of an india rubber cork, were connected with a mercury manometer, and exposed to a very considerable pressure, met with no success. Although I employed an alcoholic solution of Aniline Blue in order to avoid swelling up the wall and thus closing the channels I could with the endosperms of *Latania* and *Calamus*, obtain no injection whatever of any of the delicate pores.

As far as I was able to observe, there appeared to be no connection between the tissue of the embryo, and that of the general endosperm. In germinating seeds e. g. those of *Kentia*, and *Phytelephas*, the gradual breaking down of the tissue under the action of the ferment, which is probably derived from the cells of the encroaching foot or feeder can be followed with ease. While the uninjured cells give with Jodine and Chlor. Zinc. Jod. the usual yellow colour of the dry seeds, the cells whose walls are undergoing degeneration, assume the ordinary cellulose blue, most probably in consequence of increased hydration. Moreover the changes are propagated from cell to cell through the medium of the delicate channels which become widened out and finally break down altogether. This occurs with regard to the channels traversing the general walls, and to those of the pit-closing-membrane also.

In spite of almost conclusive appearances pointing to the fact that the threads consist of protoplasm, I felt that some other definite proof was wanted to show that such was really the case. The staining with Jodine cannot be taken as a proof, since besides its multifarious staining properties, it demonstrated that all the threads, no matter how altered from their original protoplasmic character, were equally coloured. The staining effects of Picric Hoffmann's blue may I think be taken as quite conclusive for as I pointed out, this reagent fails to colour even protoplasm when much altered. In consequence of these considerations I had recourse to the solution of Molybdic acid in Sulphuric acid: the staining of which I think further demonstrates beyond doubt that in living cells these threads consist of protoplasm.

Observations on Plasmolysis.

In order to see whether a study of living cells would afford any evidence, confirmatory or otherwise, of that close relation existing between the protoplasm and cell-wall, which my results had demonstrated, I com-

menced to investigate in as complete a manner as possible the phenomena attending Plasmolysis. It had been long known that when living cells are exposed to the action of some strong dehydrating agent such as dilute acids, dilute Chlor. Zinc. Jod., strong sugar or salt solutions, the protoplasm often appeared to separate with difficulty from the cell-wall, or was held on to the wall at certain points by fairly thick protoplasmic processes. Thus VON MOHL [1]) had remarked that upon treatment with acids his primordial utricle adhered to the cell-wall, [2]) PRINGSHEIM in Fern prothalli, in *Riccia*, *Vallisneria* and *Cladophora* also remarked that the protoplasm after treatment with dilute Chlor. Zinc. Jod. or strong sugar solution, separated with difficulty from the cell-wall and was often drawn out into strands which still clung to that structure. NÄGELI, [3]) and also HOFMEISTER [4]) in the case of *Spirogyra*, and various filamentous algae established the same fact. But after such treatment the protoplasm is gravely affected, often appearing partially coagulated as it were, and subsequently dies. It was HUGO DE VRIES [5]) however who most fully investigated the action of dehydrating agents on the living cell, and by his important results materially increased our knowledge of general cell mechanics. He employed only dilute solutions of such a strength that while they brought about the condition of Plasmolysis, they exercised but little hurtful influence on the protoplasm itself. This observer found that when living cells are treated with progressively stronger solutions of some neutral salt e.g. 4, 6, and 10 per cent of nitre, the protoplasm shrinks from the cell-wall until at length it appears as a much contracted spherical mass lying freely in the cell cavity. But in repeating DE VRIES' experiments I found, [6]) in every instance I examined, that the contracted primordial utricle does not lie free but is always connected to the cell-wall by innumerable fine protoplasmic strings. This discovery was also subsequently and independently confirmed by BOWER [7]) who was experimenting on plasmolysis for a very different object, namely that of finding whether the inducing of a plasmolytic contraction of the protoplasmic body would be a good method for preparing the apical region of the prothallus, so as to show the form and arrangement of the individual cells.

I employed as dehydrating agents solutions of common salt of the following strengths viz. 2.5 p. c., 5 p. c. and 10 p. c. and I was able to demonstrate not only that by the action of strong solutions the protoplasm suffers apparent partial coagulation, separates with difficulty from the cell-

1) VON MOHL. Vegetable cell. English translation. p. 87.
2) PRINGSHEIM. Bau und Bildung der Pflanzenzelle. 1854.
3) NÄGELI. Pflanzenphysiologische Untersuchungen, 1888. Heft I.
4) HOFMEISTER. Die Pflanzenzelle, 1867.
5) H. DE VRIES. Unters. ü. die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.
6) GARDINER. Royal Society Proceedings. Nov. 11. 1882.
7) BOWER. Quart. Journ. Micr. Sci. Jan. 1883.

wall, and is then frequently connected to the cell-wall by somewhat thick strands in addition to the finer ones which may also be present, but also that when the plasmolytic condition is more gradually induced by the use of dilute solutions the contracted protoplasmic body remains connected to the cell-wall by excessively fine strands which may at first be invisible, but subsequently come into view. The former plasmolysis is that which was described and observed by von Mohl, Nägeli, Pringsheim and Hofmeister. In such instances the protoplasm suffers very grave injury, as evidenced from the fact that if by washing with water, one attempts to bring back the protoplasm into its normal relation with the cell-wall, great displacement of the general protoplasm and of the chlorophyll-grains occurs and the protoplasm further becomes swollen and disorganised. In the case of the plasmolysis induced by dilute solutions but little recognizable change is produced and on washing out with water the cell assumes its ordinary normal appearance.

Naturally the phenomena produced in consequence of the action of strong Sulphuric acid are due to plasmolysis in its coarsest form, but the same kind of plasmolysis may be partially induced even by less powerful reagents. Thus on treating a section of most tissues, e.g. a transverse section of the pulvinus of *Phaseolus multiflorus* with a 10 p.c. solution of common salt, the protoplasm will be observed to contract away from the cell-wall until finally it appears as a spherical mass which is connected to the cell-wall by several fairly thick strings of protoplasm.

In other cases instead of contracting as one main mass, it may stick to the cell-wall at certain points, and in the subsequent contraction which ensues, it may become divided into two or even three masses of varying size. All these masses rapidly assume a spherical outline and it is usually easy to see, that they are connected to the cell-wall and to each other by obvious protoplasmic strings. The threads may either be perfectly uniform or may exhibit here and there a nodular thickening of a spherical form. Subsequently many more fine threads will come into view. If the salt be washed out with water the protoplasm may again be brought to fill out the cell, but at the same time pronounced disorganisation of the protoplasm is observed to have taken place and obvious abnormal swelling also occurs. An examination of the cells of *Spirogyra* when thus treated will at once convince one that this is actually the case, since here the distortion and displacement of the chlorophylle bands is very obvious, and marked.

If however the plasmolysis be brought about with a 5 p.c. salt solution the contraction of the protoplasm is much more gradual. It contracts with great regularity into a single rounded mass and usually appears at first to be perfectly free from the cell-wall. But after a time there gradually appears as Bower well observes "a faint striation in the space between the protoplasmic body and the cell-wall running in a radiating manner between

them" which finally gives way to an appearance of numerous and extremely delicate threads which in the course of some 15 or 20 minutes after the addition of the salt solution come plainly into view. They are highly refractive, frequently nodulose and usually simple threads, although in some instances they may be bifurcated near their apex. At first very tense, they gradually become more and more slack, and are finally so loose, that they execute lateral vibratory movements, probably caused by water currents due to differences of temperature. While in the tense condition they may rupture, and then each free end contracts, the one to the main mass and the other to form a minute sphere lying on the side of the cell-wall. After death their refractive index appears to alter, and they become ropy instead of brilliant and sharply defined. It is the existence of these finer threads which were discovered by BOWER and myself.

The attempts made to fix these plasmolytic figures did not meet with much success, although if a section which has been treated with a 10 p. c. salt solution, be rapidly washed in water, treated for some time with saturated watery Picric acid, and gradually transferred into weak and gradually stronger alcohol, it may be finally stained with aniline blue with the thicker threads fairly fixed.

Naturally my great object was to endeavour to find whether in pitted tissue these threads bore any relation to the pits, but after many observations I came to the conclusion that this was not the case. Very frequently when the plasmolytic condition is induced by the action of strong salt solution (10 p. c.) it can be seen that many of the thicker threads go to the pits, and also that in two adjoining cells many threads on different sides of the common pit-membranes are exactly opposite one another. Again in stained sections the same fact can be demonstrated. However I find like BOWER that in as many if not in more instances the strings bear no relation whatever to the pits, and since the above phenomena attending plasmolysis take place as far as I am aware in all cells alike, it follows that in such cells as those of the epidermis or of filamentous Algae as many strings run to the free walls as to those which separate adjacent cells.

In the coarser plasmolysis as caused by very strong reagents such as Sulphuric acid, Chlor. Zinc. Jod., or Alcohol, I believe that the sticking of the threads to the pit-membranes, as observed by HOFMEISTER [1]) in *Spirogyra*, by DE BARY [2]) in the sieve-tubes of Vitis, by BOWER [3]) in the spicular cells of *Welwitchia* and myself in the numerous instances I have cited in this paper, does afford some evidence in favour of the existence of a continuity of the protoplasm between of adjacent cells.

1) HOFMEISTER. l. c.
2) DE BARY. Vergl. Anat. p. 186.
3) BOWER. Quart. Journ. Micr. Sci. Jan. 1883.

It now remains for me to put forward some explanation of the phenomena of Plasmolysis. There are two questions to be answered. The first is, why is it that the main protoplasmic mass when contracted from the cell-wall remains connected with it on all sides by delicate protoplasmic strands? The second is, what is the explanation of the fact that these strands are at first invisible, and then gradually come into view? It will be observed that I am dealing here only with the Plasmolysis caused by dilute solutions of a neutral salt.

To explain the first question Bower suggests two views — "1) that the main mass of protoplasm on retreating may leave the cell-wall still completely lined with a thin layer of protoplasm; 2) that the peripheral part of the protoplasm being entangled as a network among the deposited microsomata, may on contraction of the main mass be drawn out at the points of entanglement into fine strands like those observed, while the surface of the wall is for the most part left free and not covered by a film of protoplasm."

Unfortunately neither of these views admit of being practically tested. Although a careful examination of most delicate sections of material which has been plasmolysed, fixed with Picric acid, and stained with Hoffmann's blue does not demonstrate the existence of such a thin layer, but only shows the little spherical masses which are either connected with a strand going to the main mass, or are formed in consequence of the rupture of strands, and demonstrates moreover that these masses are sharply defined from the cell-wall, yet it is perfectly possible that such a delicate layer might be present and yet be invisible. Again if the cell-wall be actually formed by the apposition and coalescence of microsomata as described by Strasburger, it is not impossible as Bower points out that some portion of the peripheral protoplasm may be entangled as a network among the deposited microsomata. But whether this be so or not I am of opinion that a still simpler explanation may be given. To borrow a simile from physics, the cell-wall is so perfectly wetted, so to speak by the protoplasm, and at the same time this latter body is so extremely plastic, that it appears not improbable that when Plasmolysis is induced, the protoplasm while separating at certain points, from the cell-wall, adheres strongly to it at others, and is thus drawn out into a number of delicate strands, in the same way as a piece of stringy mucus adhering to the side of a glass tumbler may be drawn out into strands of great tenuity. That particular combination of forces which exists at the time, determines which part shall adhere and which shall come away.

As to the second question Bower again puts forward two explanations. The increase in thickness of the strands may be produced "1) by the drawing out of a fresh supply of substance from the main protoplasmic body or 2) by the lateral coalescence of originally separate strands." I am disposed to think that in certain instances the latter phenomenon may occur, but it

seems to me difficult to imagine by what means a drawing-out of fresh substance from the main protoplasmic mass is occasioned. My view is as follows. When the cell is acted upon by the salt solution, the contraction of the primordial utricle which takes place, is caused by the fact that there is a rapid diffusion of the less concentrated cell-sap of the vacuole into the more concentrated salt solution. Now the water passes from the vacuole into the salt solution much more quickly than does the salt solution into the vacuole. Finally the protoplasm becomes for the time abnormally shrunken in consequence of the rapid progress of the dehydration and while in this state the strands connecting it to the cell-wall, will be at their maximum degree of tenseness, and will be drawn out to such a degree of tenuity as to be invisible. But after a time when the diffusion is beginning to cease, and the entire solution tends to assume a uniform specific gravity, a certain quantity of the salt solution will pass back into the shrunken protoplasm to supply the place of the water which it had so violently abstracted: the whole body will swell, the strands will become less tense and at the same time will stricken, and in so doing will gradually come into view. Finally owing to the further expansion on the part of the protoplasmic body they will become so slack as to admit even of lateral vibratory movement.

It might be supposed that these strands of attachment, as we may term them, which are thus brought into view in plasmolysed cells are held in position, in consequence of their being connected, in the mode described above, with similar stands in neighbouring cells. This is doubtless true in some cases, but by no means in all: for the strands of attachment in the case of any one pit are more numerous than the filaments actually perforating the closing membrane, and in the case of an unpitted cell-wall like that of *Tamus* they far exceed in number the filaments which actually traverse the wall.

It is obvious that in Plasmolysis the perforating filaments in the cell-wall, or pit, will tend to be pulled out of their channels and there is no reason why the strand coming from such a filament should appear different from those coming from the general and apparently imperforate cell-wall. At any rate a careful examination of the plasmolysed cells of many endosperms, and other like tissues, gave no clue as to there being any discernable difference between the threads.

In the coarser Plasmolysis induced by the action of powerful reagents the protoplasm is soon coagulated, and killed, and hence the assumption by the contracting protoplasm, of the rounded form, and the formation of strands of attachment between protoplasm and cell-wall is prevented. The protoplasm now remains in a passive condition and is mechanically held to the wall at those points where the most intimate relation between the two exists. Such shrinking as occurs is the expression of the rapid dehydration of the vacuole, but only those portions of the protoplasm contract which are

the least intimately connected to the cell-wall, and the shrinking does not extend to the whole protoplasmic body.

III. Criticisms and Conclusions.

As may be readily imagined there are other observers besides myself who have investigated the subject of the continuity of the protoplasm between the walls of adjacent cells. On Tangl's results and Russow's most excellent paper I have no observation to make, since it is hardly necessary for me to say that I regard them as in every way satisfactory and conclusive. It only remains for me to criticize the papers of three other investigators viz. Frommann [1]), Elsberg [2]) and Hillhouse [3]). As I have already dealt at some length with the investigations of Frommann and Elsberg in my paper "on some recent researches on the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells" [4]), I need here only allude to the principal points which these observers attempt to establish, and at the same time give my own results and opinions upon them. Briefly stated the principal facts involved in Frommann's statements are: That open passages of very appreciable size are of very frequent occurrence in the common cell-wall: That Chlorophylle corpuscles and protoplasmic reticula occur imbedded in its substance: That the intercellular spaces may contain protoplasmic granules and networks: That these networks of protoplasm may be traced into the cell-wall, and are particularly clearly defined in the case of the epidermal cells, running from the cell lumen out into the cuticle. Although I was aware that every one of these statements would be received with some surprise by almost any botanist who is at all acquainted with the histology of tissues, I investigated in as careful a manner as possible those particular tissues in which Professor Frommann had obtained his most favourable results namely in the leaves of *Rhododendron ponticum* and *Dracaena draco*. Having shown that, as far as I was able to observe on treatment with Jodine and Chlor. Zinc. Jod., a pit-closing-membrane was present, I pointed out the extreme improbability both on morphological and physiological grounds that chlorophyll-grains should be imbedded in the substance of the cell-wall, and mentioned that it was hardly necessary to state that after the most careful examination no such case was observed. Numerous preparations treated and stained in various ways, showed no signs of their being either granules or nets or finally any protoplasmic structure whatsoever in the intercellular spaces. I then dealt with the possibility of following the protoplasmic structure into the substance of the cell-wall. Since Professor Frommann's obser-

---

1) Frommann. Beob. über Structur und Bew. d. Protoplasma der Pflanzenzellen. Jena 1880.

2) Elsberg. Quart. Journ. Micr. Sci. Jan. 1883.

3) Hillhouse. Bot. Central XIV. 1883. In Nr. 89—94. 124. 4.

4) Gardiner. Quart. Jour. Micr. Sci. March 1883.

vations in this direction were as far as one could see from the text, made upon sections of material which were simply mounted in expressed cell-sap, sugar solution, or dilute glycerine, one obviously comes to the conclusion that his results were obtained with little previous preparation of the tissue. Alluding to the results of TANGL and myself who had both of us failed to detect the presence of protoplasmic threads in cell-walls without at least previous swelling, I stated that I was quite unable to see any network or reticulation of any kind in the epidermal cells of *Rhododendron* and *Dracaena*, but at the same time I described appearances in those cells, which had probably misled Professor FROMMANN, namely that in the upper and side walls of the cells of *Dracaena*, what appears to be a reticulate structure can be observed, but that such structure was caused by the presence of a number of waxy granules imbedded in the cuticle which were apprecially acted on by ether or boiling Alcohol and dissolved in a 5 per cent solution of Potash.

In *Rhododendron* in the same way there is a distinct striation of the cuticularised layers, which cuticle however does not abut immediately on to the cell cavity, but is separated from it by a thin layer of unaltered cellulose.

ELSBERG had also noted open pits in the cells of the petal of *Nierembergia gracilis* and in the cells of the petiole of *Ficus elastica* he had found that "what has been sometimes described by authors, especially in growing tissues, as intercellular spaces and middle lamellae in the cellulose, were revealed to be in a number of instances, accumulations of living matter wedged in between the plant cells." These results were obtained by the use of Gold Chloride and Silver nitrate. The latter reagent gave him the best results and he observed that when a section of the petiole of *Ficus* had been thus treated, and exposed to light, the cell-walls were seen to exhibit a number of exceedingly small dark stained areas (cellulose) in which was a reticulum of non-staining protoplasm. I showed first of all that this staining was only confined to the cut surfaces and was not present in the entire thickness of the wall, and that further the whole appearance could be entirely removed by brushing the sections with a camel-hair brush. Finally I demonstrated that the patches were granules of reduced silver, which had been thus reduced by certain of the cell contents, which I showed to be tannin. I also showed that as far as my results had been carried I was forced to conclude that Silver nitrate and Gold Chloride as usually employed, were unsatisfactory for botanical research, and had given me no assistance in the study of the continuity of the protoplasm.

It only remains for me now to deal with HILLHOUSE's paper. The method employed by this observer was briefly as follows. Sections of fresh material or of material which had lain for some days in absolute alcohol, were cut with a razor wetted with alcohol. They were then placed on a slide and treated for some minutes with dilute Sulphuric acid which was afterwards



removed by means of a pipette, and in its place was added a small quantity of concentrated acid in which the section was allowed to remain for a period of from 20 to 48 hours. With the section still lying on the slide, the acid was removed; the section was well washed in distilled water and stained either with Jodine or Ammonia Carmine. These preparations were made from the cortical tissue of the stem or of the base of the leaf of various plants, but the tissue of *Prunus*, *Ilex*, *Acer* and *Aesculus* were those which were principally studied in detail.

Stated generally this observer found that after such treatment although in some cases the protoplasmic processes projecting into the pits could not be traced further than to the base of the pit-membrane, yet that in many instances it could be demonstrated that the processes of adjacent cells were directly continuous through the pit-closing-membrane. In one instance (*Prunus*) however, he noticed that in a case where the acid had only been allowed to act for a short time, the processes appeared not to be directly continuous, but to be united by means of a sieve-structure which perforated the closing membrane.

Before criticizing Mr. Hillhouse's conclusions I should like to say a few words about his methods. To an external observer, whether chemist or botanist, the exposure of such a delicate structure as that of a thin section of vegetable tissue, to the action of such a powerful reagent as strong Sulphuric acid, for periods varying from 22 to 48 hours, would I think appear to be somewhat severe treatment, and its lengthy use implies no little confidence on the part of the author in the solidity of the connecting filaments of the protoplasm by means of which such a continuity might be expected to be maintained. My own experience certainly leads me to believe that after treatment with concentrated acid for a much shorter time than that mentioned above, the protoplasmic processes entering the pits would certainly be attacked, and much more, any protoplasmic filaments of a still more delicate nature. In fact if one watches the action of strong Sulphuric acid containing Molybdic acid in solution, in order that the protoplasm may be stained, and brought more clearly into view, on sections of the living endosperm cells of *Tamus communis* it is seen that the threads begin to be acted upon in less than 10 minutes, and certainly in a half an hour, hardly any trace of them can be detected, and the same thing occurs in sections which have been treated with Sulphuric acid alone, and subsequently stained. Another objection is that although such lengthy treatment may dissolve the cell-walls, in so doing it causes the approximation of layers of cells which were before an appreciable distance apart (being kept apart by their cell-walls) and thus causes the protoplasmic contents of such cells to be in a like manner approximated; to lie in the same plane; and even to overlap one another, either bodily, or by means of their protoplasmic processes. The whole section is so soft and non-resistent that a very slight movement of

the acid, much less washing with water is liable to cause very sensible displacement of the tissue. In the case of resistent middle lamellae these structures swell and stain. Again my results as to the action of Carmine, whether Ammonia or alum Carmine, point to the fact that it has but little selective powers, staining at the same time both the protoplasm and the cell-wall, and I therefore am forced to regard it as unsatisfactory for such an investigation as the present. Finally where one relies on the fact of the clinging of the protoplasmic processes entering the pits, to the pit-membrane, it is a mistake to use either alcohol material or a razor wetted with alcohol since by so doing the protoplasm is rendered rigid and brittle, and it can neither be drawn out into strands, nor will it adhere to the membrane when any appreciable tension is set up.

I therefore worked over Mr. HILLHOUSE's results with the greatest possible care. I may state at the outset that the material he employed is in many respects extremely favourable, both on account of the conspicuous development of the pits, the comparative thickness of the pit-membrane and the non resistent character of the middle lamellae. In this respect both *Prunus* and *Acer* deserve especial notice.

Naturally Mr. HILLHOUSE's view of a direct continuity necessitates the existence of a small perforation in the pit-membrane. What strikes one at first on looking over his figures of Prunus is that if figure 4 which represents two somewhat swollen processes on opposite sides of the pit united by a sieve-structure traversing the pit-membrane, be true, and if he obtains such a structure by the cautious and regulated action of Sulphuric acid, how is it that when the acid has been allowed to act for a much longer time, he obtains the appearance of direct continuity, unless indeed we are to suppose that both means of communication are present in one and the same tissue. But on the whole, one is led to infer that the direct continuity is the typical structure.

In order to examine the matter for myself I thoroughly investigated the structure of the cortical tissue of the base of the leaf, and of the stem, in *Prunus*, *Ilex*, *Acer*, *Aesculus* and *Aucuba Japonica* which latter is perhaps the best material of all. I found that after the lengthy action of the acid, the difficulties attending manipulation and observation were very great. After a treatment of 24 hours with Sulphuric acid, I found that very thin sections were usually so disintegrated and displaced as to prevent any satisfactory examination of them. The thicker sections are more resistent, and on the whole the protoplasm withstands the action of the acid, much better than one might expect. In many cases the processes are almost entirely dissolved, and the protoplasmic bodies present a spherical form, having projecting from them at certain points a few extremely short protrusions. In other instances the processes remain fairly intact, their apices ending bluntly in a somewhat swollen rounded extremity as Mr. HILLHOUSE has

described. Here and there stretching across the tissue, or between the contents of neighbouring cells were a number of what one might fairly call slime strings, produced apparently by the violent action of the acid upon the protoplasm, and although in many cells the middle lamellae were almost invisible, in other parts of the tissue they appeared swollen up, and became stained with Jodine, or Carmine, although less so with Picric Hoffmann's blue. In nearly every instance, and certainly in the great majority of instances, no trace of any direct continuity could be detected. In others the close approximation of two attenuated processes at first sight seemed to suggest such an appearance as Mr. Hillhouse has described, but careful focussing usually determined, either that no actual union occurred, or that the processes came from cells which overlapped and were not in the same plane. In fact in no one clear and undoubted instance was I able to satisfy myself of the existence of a direct continuity, but it appeared to me that the processes ended at the pit-membrane.

I then proceeded to treat sections according to my method, mounting them either in Canada balsam or in glycerine as occasion seemed to require. Such treatment as far as I could observe, proved conclusively, that in all the tissues examined the processes entering the pits could only be followed as far as to the pit-closing-membrane and that they were clearly and distinctly bounded, by that structure, although in every case the processes of adjacent cells were connected through the pit-membrane by a lighter stained area. In *Prunus* and *Aucuba*, this area presented the well known form of a flattened sphere, and in it distinct threads could be seen. Hence here a sieve arrangement is present. In *Acer* merely a doubtful striation could be detected, and in *Ilex* and *Aesculus* merely a staining in pit-membrane.

Consequently as it seems to me, the one point which is satisfactorily proved in Mr. Hillhouse's paper, is that in *Prunus lauro-cerasus* a continuity between the contents of adjacent cells is established by means of delicate protoplasmic filaments which in the manner of a sieve-structure perforate the pit-closing-membrane.

As regards the occurrence of a direct continuity, both in *Prunus* and in the other tissues, I can neither confirm his results nor do I believe them capable of confirmation: and although by his own researches he has not demonstrated the existence of a continuity of the protoplasm in *Ilex*, *Acer* and *Aesculus*, I have shown that such a continuity does exist and that it is made possible by means of delicate filaments which in the manner of a sieve-structure traverse the pit-closing-membrane. There is a minor point that the threads do not appear to me to go as Mr. Hillhouse draws them, straight through the closing membrane so as to cause the whole thread complex to assume the form of a cylinder, but they bend in the way I have so often described so as to assume the form of a flattened sphere.

Final conclusions.

I will now briefly sum up my principal results. At the outset I may point out that they have all been obtained with fresh material, which appears to me to considerably increase their value; although as I have shown alcohol material may be employed. I am aware that most of the observations have been made upon thick-walled tissue, in consequence of the fact that the thinner the pit-membrane the more difficult does observation become.

But in allied genera and species, some of which show the existence of a continuity, and some do not, there seems to be but little doubt that the same structure is in reality common to them all.

As regards the modes in which the continuity of the protoplasm of adjacent cells is maintained, I have established in the material upon which I have worked.

1. That in pitted cells the pit-membrane is traversed by numerous delicate protoplasmic filaments, connecting the protoplasmic processes which occupy the pit-cavity, on each side of the common closing membrane;
2. That in unpitted cells e.g. *Tamus*, *Strychnos*, *Dioscorea*, very delicate protoplasmic filaments traverse the cell-wall throughout its whole extent. Such cells are however of rare occurrence;
3. That in some cases, e.g. *Lodoicea*, *Bentinckia*, *Howea*, and *Kentia* in which the cells are pitted, these delicate protoplasmic filaments traverse not only the pit-membrane, but also the general cell-wall;
4. That the significance of pits is to afford a means of communication between adjacent cells through the agency of the porous pit-membrane.

From the observations mentioned under section 3 I am inclined to believe that the passage of protoplasmic filaments through the unpitted portions of cell-walls is by no means uncommon, but the demonstration of this is difficult owing to the extreme fineness of the filaments. As regards the significance of the various structures described, I am of opinion that in all cells whatsoever the walls are perforated, and that the perforations are traversed by protoplasmic filaments. Thus sieve-tubes must be regarded as merely special examples of a general structure.

Taking all the cases, in which the passage of protoplasmic filaments from cell to cell has been demonstrated we find that they present great variation as regards the size of the channels. The largest and coarsest form is afforded by such structures as sieve-tubes; next come the perforations in endosperm cells in which the whole structure is more delicate, and finally the perforations in pulvini and the like, which are excessively fine. But the general principle or type of structure is the same throughout, though in some cases the perforations are confined to limited areas of the cell-wall

(sieve-plates, pits) and in others the whole cell-wall is perforated, constituting one large sieve-structure.

The physiological significance of such communication between adjacent cells appears to me not to be the same, in all cases. I am led to the conclusion that the sieve-structures of endosperm cells like those of sieve-tubes serve as channels for the passage of food material, and are probably of equal importance during germination in connection with the transference of unorganised ferments, while as regards the filaments in such tissues as pulvini, their chief significance is that by their means the protoplasm of isolated cells becomes connected and that thus the communication of impulses from one part of the plant to another is insured. For instance there can be little doubt that the conduction of a stimulus, which can be readily observed in the leaves of *Mimosa pudica* is effected by this means.

The presence of these very minute perforations in the cell-wall need not lead to any modification of the generally accepted ideas as to the mechanics of the cell, more particularly with regard to the maintainance of its turgid condition. It must be borne in mind that the turgidity of a cell depends upon its protoplasm, and so long as this forms a perfectly closed sac, the cell can be turgid. In the case before us, the protoplasm does constitute a closed sac, for the filaments by which the protoplasmic bodies of neighbouring cells are connected, are solid.

In conclusion it only remains for me to perform the pleasant duty of thanking those who have given me their help during this investigation, and first I would acknowledge the debt of gratitude that I owe to Professor Sachs for his uniform kindness and consideration to me during the time I was working in his laboratory. The fact that it was at his suggestion that I commenced this work will alone be sufficient to show how great that debt is. From my friend and teacher Dr. S. H. Vines I have received constant assistance and advice all through this most difficult investigation. To my friend Dr. D. H. Scott I am also indebted for much valuable aid and criticism.

V.

Über die Abnahme der Helligkeit im Innern eines Zimmers.

Von

Dr. Emil Detlefsen.

Es ist eine bekannte Thatsache, daß junge Leute, die anfangen sich mit pflanzenphysiologischen Untersuchungen zu befassen, ihre Versuchspflanzen nicht selten wochenlang einen Meter oder noch weiter vom Fenster entfernt stehen lassen, und daß sie es nicht recht begreifen können, warum man verlangt, daß sie die Pflanzen dicht an oder besser noch vor das Fenster stellen. Keiner zweifelt ja daran, daß grüne Pflanzen zu ausreichender Ernährung Licht von ziemlich bedeutender Intensität brauchen, aber die Abnahme in der Intensität der Beleuchtung mit der Entfernung vom Fenster wird von den Meisten völlig unterschätzt. Darum schien es mir ganz nützlich einmal zu berechnen, wie groß die Energie der Lichtwellen (Intensität der Erleuchtung) an den verschiedenen Stellen einer horizontalen Linie ist, die auf der Mitte des untern Randes einer vertikalen rechteckigen Fensteröffnung von gegebener Form und Größe senkrecht steht. Der Raum hinter dem Fenster soll nur durch dieses Tageslicht erhalten. Da man in unserem Klima auf Sonnenschein nicht rechnen kann, braucht derselbe bei der Rechnung nicht beachtet zu werden. Das von vor oder hinter dem Fenster befindlichen Gegenständen reflektirte Tageslicht wird als verschwindend gegen die Menge des von der Luft zurückgestrahlten Lichtes gleich 0 gesetzt. Zwischen den erleuchteten Punkten und dem dem Fenster gegenüberliegenden Quadranten des Himmels befinden sich keine das Licht durch Reflektion und Absorption schwächenden Körper.[1])

Da die Menge des von jedem Theil des Himmels zurückgestrahlten Lichtes nach dem Stande der Sonne und der Beschaffenheit der Luft wechselt, empfiehlt es sich für unsern Zweck, den Himmel als eine überall Licht-

---

1) Ist die Fensteröffnung durch eine Glasscheibe geschlossen, dann muß man die Resultate der im Folgenden mitgetheilten Berechnung alle um den gleichen Theil ihres Betrages verkleinern, bei einer guten Spiegelscheibe circa um $\frac{1}{10}$.

wellen von derselben Energie aussendende Hohlkugel zu betrachten, in deren Mittelpunkt sich der erleuchtete Punkt befindet, der natürlich im günstigsten Falle, nämlich wenn er weit außen vor dem Fenster sich befindet, nur von der Hälfte dieser Kugel erleuchtet wird.

Es ist leicht einzusehen, daß die Energie aller in dem Mittelpunkt einer leuchtenden Hohlkugel zusammentreffenden Wellen von dem Radius der Kugel unabhängig ist und nur durch die Energie der von der Flächeneinheit ausgehenden Wellen bestimmt wird, denn verdoppelt man den Radius der Kugel, so ist die Erleuchtung ihres Mittelpunktes durch ein Element ihrer Oberfläche $\frac{1}{4}$ der vorher vorhandenen geworden, dafür hat sich aber auch die leuchtende Oberfläche auf das Vierfache vergrößert. Man kann also das Himmelsgewölbe durch eine mit beliebigem Radius um den erleuchteten Punkt construirte leuchtende Halbkugel ersetzen.

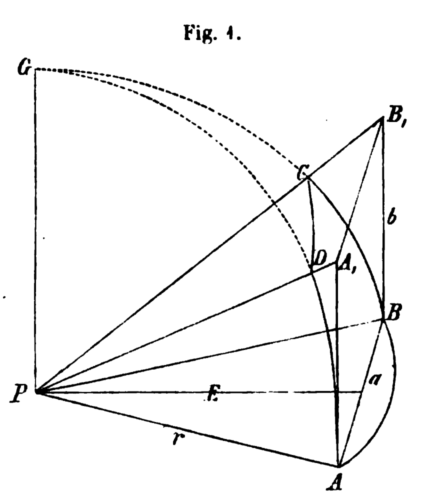
Es sei P (Fig. 1) der erleuchtete Punkt, a die Breite, b die Höhe des Fensters AA_1B_1B, E seine Entfernung von der Mitte des unteren Fensterrandes. Man lege durch jede der 4 Seiten des Rechtecks und durch P eine Ebene. Diese 4 Ebenen schneiden aus der Oberfläche einer Kugel vom Radius $PA = r$, deren Mittelpunkt P ist, das sphärische Viereck $ABCD$. AB, AD u. BC sind Bogen größter Kreise.

$$AD = BC.$$

$$\sphericalangle DAB = ABC = 90^\circ$$

darum ist G der Schnittpunkt der Verlängerungen von AD und BC zugleich der Pol von AB.

Fig. 1.



Nimmt man die Oberfläche einer Halbkugel von dem Radius r als Einheit, dann ist J (die Oberfläche des sphärischen Vierecks)

$$J = \triangle ABG - DCG$$

$$J = \frac{AB}{360^\circ} - \frac{C + D + G - 180^\circ}{360^\circ};$$

$$\sphericalangle C = D, \ \sphericalangle G = AB,$$

also

$$J = \frac{90^\circ - D}{180^\circ}.$$

$\sphericalangle D$ kann durch a, b und E bestimmt werden, und zwar ist[1])

---

1)

$$\text{tang } D = \text{cotg } \frac{G}{2} : \cos GD. \quad \ldots\ldots\ldots \quad (1)$$

$$\text{cotg } \frac{G}{2} = \text{cotg } \frac{AB}{2} = \frac{2E}{a}. \quad \ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

$$\cos GD = \sin AD.$$

$$D = \text{arc tang} \left\{2E: a \sin \text{arc tang} \left(\frac{2b}{a} \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E}\right)\right\},$$

also

$$90^\circ - D = \text{arc tang} \left\{\frac{a}{2E} \sin \text{arc tang} \left(\frac{2b}{a} \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E}\right)\right\}.$$

Man erhält somit:

$$J = \frac{1}{180^\circ} \text{arc tang} \left\{\frac{a}{2E} \sin \text{arc tang} \left(\frac{2b}{a} \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E}\right)\right\}.$$

Setzen wir die Intensität der Beleuchtung eines Punktes, der von der ganzen Halbkugelfläche Lichtstrahlen erhält, der Einheit gleich, dann ist J, wie leicht ersichtlich, die Intensität der Erleuchtung des Punktes P.

Darnach ist die folgende kleine Tabelle berechnet:

$a = 1{,}5, \quad b = 2.$

E	J
0	0,500000
0,05	0,477366
0,25	0,386198
0,50	0,299023
0,75	0,230328
1,00	0,180313
1,50	0,116414
2,00	0,079867

Es bekommt also ein Stück Blattfläche, das sich hinter einer großen Fensteröffnung von 1,5 m Breite und 2 m Höhe wagerecht hinter dem untern Rande des Fensters und 1 m von der Außenfläche der Mauer entfernt befindet, weniger als $\frac{1}{5}$ der Lichtmenge, die es bekäme, wenn es draußen im

---

Da nun aber

$$\text{tang}\, AD = \frac{b}{r}$$

und

$$\frac{a}{2r} = \sin \frac{AB}{2} = \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E},$$

also

$$r = a: 2 \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E}$$

$$\text{tang}\, AD = \frac{2b}{a} \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E},$$

folgt daraus:

$$\cos GD = \sin AD = \sin \text{arc tang} \left(\frac{2b}{a} \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E}\right). \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

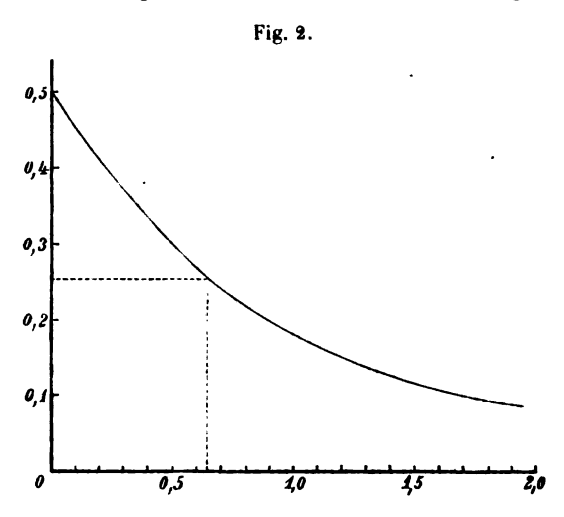
Durch Substitution von (2) und (3) in (1) erhält man

$$\text{tang}\, D = 2E: a \sin \text{arc tang} \left(\frac{2b}{a} \sin \text{arc tang} \frac{a}{2E}\right).$$

Freien der Bestrahlung durch das ganze Himmelsgewölbe ausgesetzt wäre. Jeder andre Punkt im Innern des Zimmers, der um dasselbe Stück von der äußeren Fläche der Mauer absteht, möge er nun in der Symmetrieebene des Fensters oder seitwärts, höher oder tiefer liegen, bekommt weniger Licht als derjenige, für den unsre Berechnung gilt, was man sofort erkennt, wenn man für ihn die der Fig. 1 entsprechende Konstruktion ausführt.

Der besseren Übersichtlichkeit wegen habe ich die Daten der obigen Tabelle zu einer graphischen Darstellung der Beleuchtungsverhältnisse auf der genannten Linie benutzt (Fig. 2). In derselben bedeuten die Abstände auf der wagerechten Linie Entfernungen gemessen nach der halben Höhe des Fensters. Der senkrechte Abstand der Curve von jedem Punkte der Horizontalen giebt ein Maß der Helligkeit an dem entsprechenden Punkte.

Fig. 2.



Es ist selbstverständlich, daß die obigen Angaben für alle Räume gelten, die Licht vom Himmel durch eine Öffnung von der genannten Form und Lage erhalten, z. B. auch für die parallelepipedischen, einseitig offenen Kästchen, die man für Versuche über die Wirkung einseitiger Beleuchtung braucht.

Nach demselben Verfahren, das ich hier eingeschlagen habe, überzeugt man sich auch leicht, daß, wie ja allgemein bekannt, die zur Fassung der Scheiben dienenden Holzrahmen in der Mitte des Fensters gerade an der denkbar ungünstigsten Stelle sich befinden.

Für rechteckige Fensteröffnungen, deren Ebene schräg nach oben liegt, hat die Linie größter Helligkeit eine andre Lage. Sie trifft nämlich deren Ebene, auf der sie immer senkrecht steht, um so näher der Mitte, je mehr sich die Lage des Fensters der Horizontalen annähert.

Wismar, den 25. Nov. 1883.

VI.

Über Sphärokrystalle.

Von

Dr. **Adolph Hansen.**

Die Veröffentlichung der in den folgenden Blättern mitgetheilten Beobachtungen dürfte vielleicht jetzt einen Nutzen bringen, da bei der Diskussion über das Wachsthumsgesetz der Stärkekörner, welches durch Schimper's Untersuchungen wieder zur Sprache gekommen ist, die Sphärokrystalle und ihr Wachsthum mehrfach erwähnt worden sind. Zahlreiche Angaben über diese Körper sind nun aber nicht nur bezüglich ihrer chemischen Natur, sondern auch bezüglich ihrer Wachsthumsweise unrichtig und vor der Richtigstellung dieser Verhältnisse ein Vergleich mit den Stärkekörnern unfruchtbar und irreleitend.

Seit Nägeli's Entdeckung[1]) der in den Zellen der Meeresalge Acetabularia mediterranea durch Alkoholeinwirkung hervorgerufenen festen Ablagerungen, die er ihrer Form wegen »Sphärokrystalle« nannte, sind von mehreren Beobachtern, meist zufällig, wie das erste Mal in verschiedenen Pflanzen ebenso geformte Absonderungen aufgefunden worden. Auch in diesen Fällen war die Ausscheidung der Sphärokrystalle durch Alkohol bewirkt; in den lebenden Zellen fanden sich jene Gebilde nicht. Am meisten zog die von Sachs[2]) herrührende Entdeckung das Interesse auf sich, daß das Inulin aus seiner Lösung im Zellsaft durch Alkohol als Sphärokrystalle niedergeschlagen werden könne. Die Sphärokrystalle des Inulins und die Hesperidinsphärokrystalle[3]) sind die einzigen Fälle, bei denen zugleich die chemische Beschaffenheit des in dieser eigenthümlichen Form auftretenden Stoffes bekannt war. Daß aber die Form der Absonderung mit der stofflichen Natur nicht eng verknüpft sei, fanden bald mehrere Beobachter. Den Inulinsphärokrystallen äußerlich ähnliche, aber chemisch differente Bil-

1) Nägeli. Sitzungsberichte d. k. bayerischen Akademie d. W. z. München. 1862.

2) Sachs. Über die Sphärokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen. Botan. Zeitung. 1864 p. 77 ff.

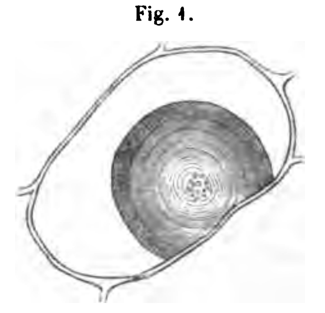
3) Pfeffer. Botan. Zeitung. 1874.

dungen entdeckte Russow[1]) bei seinen anatomischen Untersuchungen in den Blattstielen von Angiopteris evecta und Marattia cicutaefolia. G. Kraus[2]) fand ähnliche Gestalten in der Blattepidermis von Cocculus laurifolius und Mika[3]) in den Epidermiszellen von Capsella bursa pastoris. In zahlreichen Arten der Gattung Mesembryanthemum endlich wurden Sphärokrystalle von L. Kolderup-Rosenvinge[4]) aufgefunden.

War diese häufige Wiederkehr derselben Abscheidungsform bei den verschiedensten Pflanzen auffallend, so mußte das Interesse daran nur ein beschränktes bleiben, da die Beobachter die wichtige Frage nach der chemischen Zusammensetzung jener Gebilde nicht lösten; aus dem Verhalten gegen einige Lösungsmittel: Wasser, Säuren, Alkalien etc. ergab sich nur das gemeinsame Resultat, daß die von Russow, Kraus und Mika beobachteten Sphärokrystalle kein Inulin seien.

Ebenso zufällig, wie meine Vorgänger, fand ich selbst Sphärokrystalle bei der Präparation eines Sproßendes von Euphorbia Caput Medusae, welches lange Zeit in Weingeist aufbewahrt worden war. Die Sphärokrystalle fanden sich im Parenchym des Grundgewebes in reichlichster Menge und vollkommenster Ausbildung. Einige Reaktionen ergaben sogleich, daß diese Gebilde auch hier kein Inulin seien. In den fleischigen Caulomen der Euphorbia C. M. wird durch den Gefäßbündelcylinder die Rinde von einem ausgedehnten Mark geschieden. Die Elemente der beiden letztgenannten Regionen sind ziemlich große kugelige oder ovale Parenchymzellen, mit den charakteristischen großen Tüpfeln. Sowohl in den Rindenzellen als in denen des Markes hatten sich die Sphärokrystalle angehäuft. Sie fanden sich zu einem oder zu mehreren in einer Zelle. Ihre Form, ihre Anlagerung an die Zellwand zeigten die mannigfaltigen Modifikationen, welche aus der Formenbildung des Inulins allbekannt sind. Ich füge hinzu, daß auch hier oft, wie beim Inulin Verschmelzungen mehrerer Kugeln und dadurch bedingte Störungen in der Ausbildung vorkommen.

Fig. 1.



Sphärokrystall von Calciumphosphat im Parenchym v. Euphorbia Caput Medusae.

Die Sphärokrystalle der Euphorbia C. M. sind farblos, schwach gelblich, oft aber auch dunkel gefärbt. Diese Färbungen rühren jedoch nur von Zersetzungsprodukten des Zellinhaltes, besonders von zersetztem Chlorophyllfarbstoff her.

1) Russow. Vergleichende Untersuchungen. 1872 p. 110 ff.

2) G. Kraus. Über eigenthümliche Sphärokrystalle in der Epidermis von Cocculus laurifol. Jahrb. f. w. Botanik. VIII, p. 422.

3) Mika. Die Sphärokrystalle 1878 (ungarische Dissertation). Ref. Just's Jahresbericht 1878 p. 20.

4) L. Kolderup-Rosenvinge. Sphärokrystalle hos Mesembryanthemum. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistor. Foren. i Kjøbnhavn. 1877—1878 p. 305.

Die Oberfläche der Kugeln oder ihrer Theile wird durch die Enden von radial gestellten, dicht gedrängten, nadelförmigen Krystallen von äußerster Kleinheit gebildet. Die Sphärokrystalle sind jedoch nicht aus diesen Nadeln in der Weise zusammengesetzt, daß von einem Mittelpunkt lauter radial stehende nadelförmige Individuen ausstrahlen, wie dies von anderen Beobachtern für die von ihnen beobachteten Sphärokrystalle angegeben wird.[1]) Die Verhältnisse liegen hier so, daß auf einer halbkugelförmigen Basis, welche nicht krystallinisch ist, kleine, gleichlange Nädelchen stehen, welche in ihrem Zusammenhang eine Kugelschale um die Basis bilden. Von dieser Struktur überzeugt man sich, wenn man die optischen Durchschnitte der Sphärokrystalle einstellt. Die Nadeln der Oberfläche sind in verschiedenen Fällen von verschiedener Länge, oft so kurz, daß die Kugel ganz glatt erscheint. Außer dieser äußeren Schale, welche sich in scharfem Kontur von der Basis abhebt, findet sich zuweilen eine zarte konzentrische Schichtung des ganzen Sphärokrystalls.[2])

Die Größe der Sphärokrystalle ist sehr verschieden, bis zu 0,05 mm. Ihre hervorstechendste Eigenschaft ist das bedeutende Lichtbrechungsvermögen. Im polarisirten Licht zeigen sie bei gekreuzten Nicols ein dunkles orthogonales Kreuz, zwischen dessen Armen die farbigen Ringe, wie dies bei allen bisher beobachteten Sphärokrystallen gesehen wurde. Einige weitere Eigenschaften sowie die Entstehungsweise der Sphärokrystalle sollen unten mitgetheilt werden. Ich wende mich zunächst den wichtigsten Verhältnissen, den chemischen zu.

Sphärokrystalle der Euphorbia Caput Medusae.

Verhalten gegen färbende Reagentien.

Jod und Chlorzinkjod färben die Körper nicht; in letzterem Reagens lösen sie sich auf. Die Lösung wird jedoch nur durch die stets in der Chlorzinkjodlösung vorhandene freie Salzsäure bewirkt. Anilinfarbstoffe werden ebenso wenig von den Sphärokrystallen aufgenommen: nach Zufügen der alkoholischen Anilinlösung scheinen die Sphärokrystalle zwar wie der übrige Zellinhalt gefärbt, wäscht man aber das überschüssige Anilinroth mit Wasser aus, so zeigt sich, daß die Krystalle keinen Farbstoff imbibirt haben. Dagegen färbt eine alkoholische Lösung von Boraxcarmin die Sphärokrystalle ziemlich intensiv, wenn man Schnitte der Euphorbia einige Zeit in der Flüssigkeit liegen läßt. Eine Imbibition auch dieses Farbstoffes findet aber nicht statt, nur die Oberfläche der Sphärokrystalle bedeckt sich mit einer gefärbten Hülle. Behandelt man nach der Tinction mit Salzsäure, so löst

---

1) Daß diese Ansicht auch für jene Fälle unrichtig ist, läßt sich übrigens an den eigenen Abbildungen mancher Autoren nachweisen und die Auffassung harmonirt auch nicht mit den angegebenen Beobachtungsresultaten.

2) Die Holzschnitte sind nicht ganz naturgetreu, was die feinere Struktur anbetrifft.



sich der Sphärokrystall unter der gefärbten Decke, welche zurückbleibt, heraus. (Die Erklärung hierfür später.) Kupferoxydammoniak macht die Krystalle durchsichtig und löst sie langsam auf, doch ist dies nur eine Wirkung des wässerigen Ammons. An die Prüfung mit diesen Reagentien, welche einigen Aufschluß geben sollten, ob ein organisirtes Gebilde vorläge, schloß ich gleich die Reaktion mit FEHLING'scher Lösung, welche keinen reduzirenden Körper anzeigte.

Diese Vorprüfungen erlaubten den Schluß, daß weder eine eiweißartige Substanz, noch ein Kohlehydrat, ja sogar höchstwahrscheinlich überhaupt keine Kohlenstoffverbindung vorliege. Dafür sprach auch das Verhalten der Sphärokrystalle beim Glühen. Ihre Form verloren dieselben freilich, doch blieb die Substanz als unverbrennlicher Ballen zurück. Nur ein systematischer analytischer Gang ließ eine sichere Entscheidung erwarten. Derselbe ergab folgendes.

Verhalten der Sphärokrystalle zu Lösungsmitteln.

Wasser. Kaltes Wasser löst die Sphärokrystalle langsam in 5—10 Minuten, heißes Wasser schnell, wenn man einige Schnitte in einem Reagensglas damit übergießt. Die Lösung reagirt neutral. Beim Lösen in kaltem Wasser schmelzen die Krystalle nicht von außen ab, sondern behalten bis zuletzt ihren Umriß, der erst allmählich verschwindet. Bei dieser Auflösung verlieren sie ihr Lichtbrechungsvermögen vollständig. Es zeigt sich ferner bei der langsamen Lösung, daß die Sphärokrystalle zuweilen frühere Inhaltskörper der Zelle (Chlorophyllkörner, Protoplasmakörnchen) umschließen. Nach dem Eindampfen der wässerigen Lösung auf dem Platinblech erhält man einen Rückstand, welcher beim Glühen nicht verbrennt, also anorganischer Natur ist. Diese Eigenschaft, wie die leichte Löslichkeit in kaltem Wasser schließen speziell das Inulin aus.

Ammoniak. Wie beim Behandeln mit Wasser werden die Krystalle durchsichtig und lösen sich auf. Das Verhalten gegen Alkalien und einige Salze anzuführen ist unnöthig.

Essigsäure. Sie löst langsam. Dabei bleibt das Lichtbrechungsvermögen länger erhalten, als in Wasser, nur verlieren die zwischen den Kreuzesarmen liegenden Ringe ihre lebhaften Farben. Das Verhalten gegen Essigsäure beweist, daß die Krystalle nicht aus Calciumoxalat bestehen.

Salzsäure und Salpetersäure. Beide Säuren lösen die Körper schnell, sie schmelzen rasch von außen ab. Eine Gasentwicklung findet beim Lösen in allen genannten Säuren nicht statt, wodurch die Abwesenheit von Kohlensäure bewiesen wird. Wenn man durch Verdünnung der Säuren die Lösung verlangsamt, so bemerkt man, daß die aus Nadeln bestehende Schale des Sphärokrystalls sich langsamer löst als die darunter liegende Halbkugel. Zwischen beiden entsteht ein Zwischenraum und zu-

weilen löst sich die Kugelbasis unter der Schale ganz auf, ehe die letztere ebenfalls von der Säure gelöst wird. Es muß auf einen verschiedenen Molekularzustand beider Theile geschlossen werden. Ich vermuthe, daß der Kern der Sphärokrystalle amorph ist und nur die Hülle krystallinisch. Bekanntlich zeigt die amorphe Modifikation eines Körpers in der Regel eine leichtere Löslichkeit, so löst sich amorphe arsenige Säure viel leichter und schneller in Wasser als die krystallisirte. Diese Beobachtung beweist aber auch, daß die Sphärokrystalle nicht etwa Hohlkugeln sind, was das mikroskopische Bild nicht ausschließt.

Konzentrirte Schwefelsäure.

Beim Behandeln mikroskopischer Schnitte mit konzentrirter Schwefelsäure lösen sich die Körper sofort, aber sogleich erscheint ein Körper anderer Form an jener Stelle, nämlich in langen Nadeln anschießende Gypskrystalle.

Wir haben es also in den Sphärokrystallen mit einem Kalksalz zu thun. Dies bestätigt die direkte Prüfung des wässerigen Auszuges von Schnitten mit Ammoniumoxalat. Es blieb nun übrig, die Säure des Kalksalzes zu ermitteln. Da die Sphärokrystalle beim Glühen nicht verkohlen, so waren die organischen Säuren, auch wie schon oben nachgewiesen die Oxalsäure ausgeschlossen. Von anorganischen Säuren waren Kohlensäure und Schwefelsäure abwesend, Chlorcalcium und Calciumnitrat sind in Alkohol löslich, würden also nicht niedergeschlagen werden.

Nach allen Überlegungen blieb nur die Phosphorsäure übrig, ich prüfte daher direkt auf diese. Das wichtigste Reagens auf Phosphorsäure ist, wie allgemein bekannt, das Ammoniummolybdat. Eine größere Anzahl Schnitte wurde mit Wasser ausgekocht und mit Ammoniummolybdat im Überschuß versetzt. Nach kurzem Erwärmen entstand ein gelber, krystallinischer Niederschlag, der sich bald zu Boden setzte und jeden Zweifel am Vorhandensein der Phosphorsäure ausschloß. Daß die Phosphorsäure aus dem Kalksalz stammt und nicht in freiem Zustande außerdem in den Zellen vorhanden war, durfte aus den entsprechenden Mengen der Kalk- und Phosphorsäure-Niederschläge, aus dem Fehlen einer anderen Säure in dem wässerigen Auszuge und aus der fast neutralen Reaktion desselben geschlossen werden.

Das Ammonmolybdat erwies sich auch als gutes mikrochemisches Reagens auf Phosphorsäure. Man kann die Reaktion so anstellen, daß man einfach einen einzigen Schnitt des Euphorbiaceensprosses auf dem Objektträger mit einem Tropfen Ammoniummolybdat ein paar Sekunden ohne zu kochen erwärmt. Man erhält dann einen mit bloßem Auge sichtbaren reichlichen gelben Niederschlag, der sich in der Flüssigkeit um den Schnitt vertheilt. Eine Gelbfärbung der Schnitte selbst genügt nicht zum Beweise,

da schon die Salpetersäure der Ammoniummolybdatlösung die Schnitte gelb färbt, indem Xanthoproteinkörper entstehen; nur ein deutlicher Niederschlag ist für die Anwesenheit der Phosphorsäure beweisend. Bei einer so massenhaften Anhäufung der Sphärokrystalle von Kalkphosphat, wie in dem Alkoholmaterial der Euphorbia, ist diese makrochemische Prüfung fast ausreichend, bei geringen Mengen würde aber die Entscheidung mit bloßem Auge unsicher sein. Hier tritt dann das Mikroskop helfend ein, da der Phosphormolybdänsäureniederschlag sehr charakteristisch ist. Zur Feststellung seiner Form machte ich eine Anzahl mikroskopischer Beobachtungen mit Phosphatlösungen verschiedener Konzentration. Man giebt am besten 3—4 Tropfen Ammoniummolybdatlösung auf einen Objektträger, fügt einen kleinen Tropfen einer ca. 6—10 prozentigen Lösung eines phosphorsauren Salzes hinzu und erwärmt gelinde, bis der Niederschlag entstanden ist. Natürlich kann man die Operation mit größeren Mengen Flüssigkeit auch im Reagensglas machen. Das phosphormolybdänsaure Ammoniak krystallisirt in regulären Dodekaëdern,[1]) welche unter dem Mikroskop eine grünlich gelbe Farbe besitzen. Außer der reinen Form findet man in größter Menge komplizirte Formen durch wiederholte Verwachsungen. Die Zusammensetzungsflächen sind zuweilen parallel, sodaß reihenweise geordnete Krystallstöcke entstehen. Meistens sind die Zusammensetzungsflächen nicht parallel und es entstehen Vierlingskrystalle, welche sehr charakteristisch sind. In selteneren Fällen bilden sich polysynthetische Krystalle, deren Gesammtumriß die Form eines Kreuzes, Sternes oder anderer regelmäßiger Gestalten annimmt. Auch in sehr verdünnter Lösung tritt die Reaktion ein. Man findet dann, daß der mit bloßem Auge nicht sichtbare Niederschlag aus lauter winzigen Dodekaëdern besteht. Aber trotz ihrer Kleinheit sind sie so scharf begrenzt und auch durch ihre Lichtbrechung so charakteristisch, daß sie mit anderen körnigen Niederschlägen nicht verwechselt werden können. Die mit Phosphatlösungen hergestellten Niederschläge waren mit denen des Alkoholmaterials der Euphorbia übereinstimmend.[2])

Nachdem die in dem Alkoholmaterial der Euphorbia caput medusae gefundenen Sphärokrystalle als Calciumphosphat erkannt waren, versuchte ich in frischem Material derselben Pflanze durch Alkoholeinwirkung Sphärokrystalle hervorzurufen. Für alle weiteren Versuche benutzte ich ein Gemisch von gleichen Raumtheilen käuflichen absoluten Alkohols und Wasser. Behandelt man Schnitte von Euphorbia caput medusae auf dem Objektträger mit Alkohol, so entsteht in fast allen Parenchymzellen ein gleichförmiger Niederschlag, aus zahllosen kleinen Tröpfchen bestehend, welche die Zelle

1) Die Angabe in Gmelin-Kraut, Handb. d. Chemie. Bd. II, p. 197: »kanariengelbes, auch bei starker Vergrößerung amorphes Pulver« ist unrichtig.

2) Dieser mikroskopische Nachweis von Phosphorsäure dürfte auch den Chemikern bei der qualitativen Analyse von Nutzen sein, da man sich so versichern kann, daß nur Phosphorsäure, keine Arsen- oder Kieselsäure vorliegt.

undurchsichtig machen. Der Niederschlag löst sich beim Zufügen von Wasser. Läßt man Schnitte in einem Schälchen in Alkohol liegen, so ist der Niederschlag nach einigen Stunden krystallinisch geworden und besteht aus kleinen Drusen. Zur Bildung von Sphärokrystallen kommt es unter diesen Umständen nicht. Diese wird erreicht, wenn man ganze Sproßenden in Spiritus legt. Nach einigen Tagen kann man in den Zellen zahlreiche zart konturirte Kugeln finden, welche die Größe und Form der Sphärokrystalle, aber kein Lichtbrechungsvermögen besitzen. Es sind die in Bildung begriffenen Sphärokrystalle. Ihre vollständige Ausbildung und alle oben geschilderten Eigenschaften erhalten sie oft erst nach Monaten.

Die Auffindung des durch Alkohol abscheidbaren Calciumphosphates veranlaßten mich, einige andere Euphorbien in derselben Weise zu untersuchen. Ich wählte die gerade in den Gewächshäusern vorhandenen Spezies: Euphorbia mamillosa, E. globosa, E. grandidens, E. splendens, E. canariensis, E. officinarum, E. lorica. In allen Spezies fand ich nach kürzerer oder längerer Einwirkung des Alkohols Sphärokrystalle von derselben Form und gleichen Eigenschaften wie bei E. caput medusae. Bei den großen tropischen Euphorbien dauerte die Bildung etwas länger, wohl weil die Durchtränkung der dicken Caulome mit Alkohol langsam vor sich geht. Alle diese Sphärokrystalle bestehen aus Calciumphosphat.

Das Calciumphosphat wird durch die Wirkung des Alkohols in unlöslicher Form ausgeschieden, muß also in der lebenden Zelle gelöst oder in löslicher Verbindung vorhanden sein und sich auch ohne vorherige Alkoholwirkung in dem lebenden Material nachweisen lassen. Dies gelingt auch; ich will nur für den Phosphorsäurenachweis ein paar Vorsichtsmaßregeln beifügen.

Behandelt man Schnitte von frischen Pflanzen auf dem Objektträger ganz wie oben angegeben mit Ammoniummolybdat, so entsteht kein mit bloßem Auge sichtbarer Niederschlag. Die Schnitte färben sich zwar gelb, allein dies bewirkt die freie Salpetersäure des Reagens. Unter dem Mikroskop überzeugt man sich jedoch, daß der Niederschlag entstanden ist. Die Partikelchen bestehen aber nicht aus großen gelbgefärbten Individuen, sondern aus ganz kleinen Krystallen, die wegen ihrer Kleinheit farblos erscheinen. Die Form ist dennoch die des phosphormolybdänsauren Ammons, wie man sich durch künstliche Darstellung desselben aus ganz verdünnten Lösungen überzeugt. Bei Beobachtung solcher kleinkörniger Niederschläge ist die genaue Einstellung des Mikroskops nicht außer Acht zu lassen, da, wenn die Oberseite eines etwas dicken Schnittes eingestellt wird, oft der in dem Versuchstropfen auf den Objektträger gesunkene Niederschlag übersehen werden kann. Auch diffundirt bei der Reaktion die Lösung gewöhnlich aus der Zelle, so daß die Reaktion außerhalb der Zellen stattfindet und der Niederschlag daher in der Umgebung des Schnittes zu suchen ist. Nur wenn die Reaktion sehr schnell eintritt, wie beim Alkoholmaterial, findet

man den Niederschlag in den Zellen selbst. Der etwas verzögerte Eintritt der Phosphorsäurereaktion bei Anwendung lebenden Materials erklärt sich durch die Annahme, daß das Calciumphosphat sich in der lebenden Zelle in Verbindung mit dem Zellinhalt befindet und aus dieser Verbindung erst abgeschieden werden muß, während bei dem Alkoholmaterial das abgeschiedene Calciumphosphat bereit liegt und sofort in Reaktion treten kann. Es kann allerdings auch die Schwierigkeit, mit welcher das Reagens in die Zellen hinein diffundirt, die Ursache der Verzögerung sein.

Das Resultat dieser Beobachtungen, deren Mittheilung der analytischen Methode wegen nicht gut gekürzt werden konnte, ist also, daß in den lebenden Zellen der Euphorbien Calciumphosphat vorhanden ist, welches durch Alkohol in Form von Sphärokrystallen abgeschieden werden kann.

Im Besitze dieser Anhaltspunkte, unterwarf ich die schon längere Zeit durch andere Beobachter gefundenen Sphärokrystalle der chemischen Analyse. Von solchen Beobachtungen sind zunächst die Russow's am bekanntesten. Er fand Sphärokrystalle in den Wedelstielen von Marattia cicutaefolia und Angiopteris evecta. Es gelang ihm aber nicht, über die chemische Natur ins klare zu kommen. Russow hielt die Sphärokrystalle für eine organische Kalkverbindung (p. 16, l. c.): »Da in den Gewebetheilen, welche die Sphärokrystalle oder die Substanz führen, aus welcher nach Alkoholzusatz sich Sphärokrystalle bilden, keine Stärkekörner angetroffen werden, so ist wahrscheinlich, daß die fragliche Substanz in physiologischer Rücksicht die Stärke vertritt, somit wahrscheinlich zum Theil aus einem Kohlehydrat (vielleicht einer Zuckerart oder dem Zucker verwandten Stoff) besteht.«

Die Vermuthung Russow's über die chemische Zusammensetzung der Sphärokrystalle und über ihre Bedeutung für den Stoffwechsel ist unrichtig. Die Sphärokrystalle sind anorganischer Substanz und bestehen aus Calciumphosphat.

Untersuchung der Sphärokrystalle von Angiopteris evecta und Marattia cicutaefolia.

Die Bildung der Sphärokrystalle wurde in derselben Weise, wie bei den Euphorbien hervorgerufen, indem Wedelstiele beider Pflanzen in verdünnten Alkohol eingelegt wurden. Am 3. Jan. 1881 eingelegte Stücke ließen schon nach 2—3 Tagen in fast allen Parenchymzellen sehr zart konturirte Kugeln erkennen, deren Lichtbrechungsvermögen nichts Auffallendes bot. Sie waren vollkommen glatt und zeigten keine Zusammensetzung aus nadelförmigen Krystallen oder sonst eine Struktur. Nach einigen Monaten erst hatten sie ganz dasselbe Aussehen, wie die Sphärokrystalle der

1) Russow. l. c.

Euphorbia. Wie bei diesen war die äußere Kugelschale deutlich krystallinisch. In diesem fertigen Zustande zeigten sie im polarisirten Licht das orthogonale Kreuz.

Gegen Reagentien verhielten sich die Sphärokrystalle der beiden Farne wie die der Euphorbien. Kaltes Wasser löst sie ziemlich leicht, Essigsäure und stärkere Säuren schneller. Dabei bleibt oft ein Häutchen zurück, welches sich aber später auch in der Säure löst. Konzentrirte Schwefelsäure ruft sogleich die Bildung von Gypsnadeln hervor. Die Reaktion mit Ammoniummolybdat zeigt Phosphorsäure an. Es bestehen also auch diese Sphärokrystalle aus Calciumphosphat. Die makroskopische Analyse bestätigte dies. Stengelstücke wurden zerschnitten und mit destillirtem Wasser ausgekocht. Die Lösung wurde auf 8—10 ccm konzentrirt und geprüft. Oxalsaures Ammon zeigte Kalk, Ammoniummolybdat Phosphorsäure an. (Selbstverständlich wurde auf andere Säuren und Basen geprüft, die ausführliche Mittheilung der negativen Resultate kann unterbleiben.)

Gegen Färbungsmittel verhalten sich die Sphärokrystalle im ausgebildeten Zustande etwas anders, als die in Bildung begriffenen. Nur diese letzteren färben sich mit alkoholischer Anilinlösung, die fertigen Sphärokrystalle dagegen nicht. Legt man einen Schnitt mit den letzteren einige Zeit in Anilinroth, so dringt zwar etwas von der Lösung zwischen die feinen Nadeln der Oberfläche ein, eine Aufspeicherung des Farbstoffes findet nicht statt, wie man beim Verdrängen der überschüssigen Anilinlösung mit Wasser (wobei sich die Krystalle nach einiger Zeit lösen) sehen kann. Carmin färbt die Sphärokrystalle der Angiopteris an ihrer Oberfläche, ganz wie bei der Euphorbia. Es findet also auch hier keine Aufspeicherung des Farbstoffes statt, wie Russow angiebt.

Alles ebengesagte, zunächst auf Angiopteris bezügliche ist bei Marattia ebenso. Russow giebt von den Sphärokrystallen an, daß sie einen anorganischen krystallisirten oder amorphen Körper einschlössen. Solche Einschlüsse sind zuweilen vorhanden, aber nur zufällige Bestandtheile des Sphärokrystalls. Zuweilen ist es ein Chlorophyllkorn oder sonst ein Plasmakörperchen des Zellinhaltes, zuweilen auch ein Gypskryställchen, welche sich in den lebenden Zellen von Angiopteris und Marattia finden. Das Vorkommen der Sphärokrystalle beschränkt sich bei diesen beiden Formen nicht auf das Grundgewebe, auch die Tracheiden enthalten dieselben.

Das Calciumphosphat läßt sich auch bei Angiopteris und Marattia in der lebenden Zelle nachweisen. Legt man einen Schnitt von Angiopteris in Schwefelsäure, so schießen in allen Zellen nach kurzer Zeit Gypskrystalle an. Ebenso ist die Phosphorsäure an frischem Material nachweisbar. Man muß aber bei dem lebenden Material der Reaktion Zeit gönnen. Es ist oft nöthig, daß man nach dem Erwärmen mit Ammonmolybdat das Objekt 12 Stunden liegen läßt. Bekanntlich erfordert auch die Reaktion auf Phosphorsäure im Reagensglas einige Zeit.

Unter den Mittheilungen, welche Russow in seinen »Vergleichenden Untersuchungen« über die Krystallausscheidungen durch Alkohol macht, findet sich auch die Angabe, daß sich an den Schnittflächen der Farnwedelstiele unter Alkohol nach einiger Zeit Krystallkrusten absetzen. Mikroskopisch ergiebt sich, daß diese Krusten aus einem Gemenge von Sphärokrystallen und in überwiegendem Maße großen und schön ausgebildeten Einzelkrystallen des rhombischen Systems bestehen. Die großen Krystalle zeigen die Kombination von Prisma und Pyramide. Sie sitzen immer nur an der Schnittfläche, aus welcher reichlich der Schleim herausquillt, der die bekannten Schleimgänge der Marattiaceen erfüllt. Ohne Zweifel sind jene Krystalle aus dem Schleim herauskrystallisirt. Da die Krystalle dem die Schnittfläche bedeckenden Schleim lose aufsitzen, so lassen sie sich leicht isoliren. Mit einigen Tropfen Ammonmolybdat erwärmt, erhält man den gelben Niederschlag, mit Schwefelsäure Gypsnadeln, es liegt also auch in den großen Krystallen ein Calciumphosphat vor. Über die Herkunft der großen Krystalle aus dem Schleim vergewissert man sich durch vorsichtiges Eindunsten einer kleinen Quantität desselben. Es bleibt ein krystallinischer Rückstand, meist aus unvollkommenen Krystallen, sogenannten Krystallgerippen bestehend. Reaktionen ergeben, daß dieselben aus Calciumphosphat bestehen. Was Russow über die Schichtung und Imbibition dieser großen Einzelkrystalle sagt, kann ich nicht bestätigen.

Um alle chemischen Details zusammenzustellen, möchte ich gleich hier anfügen, daß in den Zellen von Angiopteris- und Marattia-Arten, und zwar in den lebenden, sich noch andere sehr kleine Krystalle finden, welche aus Gyps mit einer geringen Beimengung von Magnesiumsulfat bestehen. Die Form der kleinen Krystalle ist die sechseckiger Täfelchen, häufiger sind es Zwillingsbildungen. In kaltem und kochendem Wasser sind die Kryställchen unlöslich, die Beimengung des Magnesiums hat die Löslichkeitsverhältnisse des Calciumsulfats anscheinend verändert. Auch Essigsäure löst sie nicht, sodaß also kein Kalkoxalat vorlag. Es lassen aber sogar starke Säuren, wie Salzsäure und Salpetersäure, in der Kälte die Krystalle unverändert, sogar in konzentrirter Schwefelsäure bleiben sie ungelöst, sodaß also kaum etwas anderes als Calciumsulfat vorliegen kann. Das Vorkommen von krystallisirtem Gyps in Pflanzenzellen wird jedoch bestritten (Nägeli u. Schwendener, Das Mikroskop p. 487), weshalb ich einige Analysen machte. Eine Partie Wedelstücke von Angiopteris wurde zerschnitten, um das lösliche Calciumphosphat (d. Sphärokrystalle) zu entfernen, mit Wasser ausgekocht, sorgfältig ausgewaschen, bei 100° getrocknet und eingeäschert. Die Asche wurde mit kohlensaurem Natron-Kali geschmolzen, ausgelaugt, filtrirt, angesäuert und im Filtrat mit Ba Cl die Schwefelsäure nachgewiesen.

Der aus Calciumcarbonat bestehende, in Wasser unlösliche Schmelzrückstand wurde in Salzsäure gelöst neutralisirt. Das Filtrat gab mit Ammo-

niumoxalat einen in Essigsäure unlöslichen Niederschlag: also Kalk vorhanden. In einem anderen Theil der ursprünglichen Lösung wurde nach Entfernung des Kalkes in geringer Menge Magnesium gefunden. Daß Gyps bei Anwesenheit von Magnesiumsalz häufig eine geringe Quantität davon bei der Krystallisation einschließt, ohne eigentliche Doppelsalze zu bilden, ist eine bekannte Thatsache.

Außer bei Angiopteris evecta und Marattia cicutaefolia fand ich Gypskrystalle bei Angiopteris australis und Marattia Cooperi. Um jede Täuschung zu vermeiden, untersuchte ich die Farnspezies noch auf Oxalsäure. Die Analyse bestätigte deren Abwesenheit überhaupt, sodaß also auch neben dem Gyps kein Calciumoxalat in den untersuchten Farnen vorkommt.

Sphärokrystalle in Mesembryanthemum-Arten.

L. KOLDERUP-ROSENVINGE hat ihr Vorkommen in den genannten Pflanzen zuerst beobachtet, analytische Angaben aber nicht gemacht. Die von diesem Beobachter behandelten Formen habe ich nachuntersucht und auch hier überall die durch Alkohol bewirkten Ausscheidungen als Calciumphosphat erkannt. Nachstehend sind die Spezies genannt: M. echinatum, spectabile, deltoides, verruculatum, cordifolium, pustulatum, muricatum, retroflexum, heterophyllum, crassifolium, barbatum, lineolatum, violaceum.

Je nach der Konzentration des Alkohols erhält man bei diesen succulenten Pflanzen mehr oder weniger schön ausgebildete Sphärokrystalle. Die Sphärokrystalle finden sich in allen Theilen, Stengeln, Blättern, Blüthenstielen. Bei M. barbatum reichlich in den papillenartigen Epidermiszellen.

ROSENVINGE glaubte, die von ihm gefundenen Sphärokrystalle seien bei den verschiedenen Arten chemisch verschieden, da nur die von M. cordifolium und pustulatum sich leicht in Wasser lösten. Diese Beobachtung ist nicht richtig, auch die Sphärokrystalle der anderen Arten lösen sich leicht in Wasser. Alle Krystalle geben mit konzentrirter Schwefelsäure Gypsnadeln, mit Ammonmolybdat oft schon in der Kälte einen reichlichen Niederschlag, theils in den Zellen, bei dünnen Schnitten außerhalb desselben.

Außer den schon citirten finden sich nun noch zwei Angaben über das Vorkommen von Sphärokrystallen. Die eine von G. KRAUS, welcher in Epidermiszellen von Cocculus laurifolius, und die zweite von MIKA, welcher bei Capsella bursa pastoris jene Gebilde fand. In beiden Fällen sind, wie ich bestätigen konnte, die Sphärokrystalle organischer Natur. Ihre nähere Untersuchung habe ich noch verschoben.

Das Resultat der mikrochemischen Untersuchungen ist, daß in lebenden Zellen der verschiedensten Pflanzen, also man darf wohl allgemein sagen in der lebenden Zelle Calciumphosphat vorhanden ist, welches sich durch Alkohol in Form von Sphärokrystallen abscheiden läßt.



Es ist bis dahin nur in verholzten Zellen Calciumphosphat gefunden worden. Schon lange bekannt ist das Vorkommen im Holze von Tectonia grandis. Seine Analyse führte in neuerer Zeit G. Thoms[1]) aus und glaubt, daß dem Salz die Formel 2 CaO. HO PO_5 (nach neuer Schreibweise $CaHPO_4 + H_2O$) zukomme. Das im Teakholz vorhandene Salz wäre demnach neutraler phosphorsaurer Kalk (alter Nomenclatur) oder Bicalciumphosphat. In demselben Bande der »Versuchsstationen« ist eine kurze Notiz von Nobbe, welche die Vermuthung ausspricht, daß in den Blättern von Soja hispida und Robinia gefundene rundliche bis eiförmige Gebilde wahrscheinlich phosphorsaurer Kalk seien. Nähere Bestätigung ist nicht erfolgt.

Es wird sich nun nicht leicht feststellen lassen, welches Calciumphosphat die oben beschriebenen Sphärokrystalle darstellen. Von den Orthophosphaten ist nur das Monocalciumphosphat in Wasser leicht löslich. Allein es ist fraglich, ob gerade dies Phosphat vorliegt. E. Erlenmeyer hat in seinen werthvollen Untersuchungen über phosphorsaure Salze[2]) nachgewiesen, daß nicht immer einfache Verbindungen entstehen, sondern daß unter Umständen komplizirte Salze gebildet werden können, welche sich nicht den drei einfachen Typen der Orthophosphate unterreihen. Durch Verbindung mehrerer Säuremoleküle, welche durch ein mehrwerthiges Metall verbunden werden, ist der Komplikation beim Ersatz weiterer Wasserstoffatome ein Spielraum geboten. Ich erwähne dies nur, um darauf hinzuweisen, daß man es in den Zellen nicht mit dem Monophosphat zu thun zu haben braucht, wenn auch die leichte Löslichkeit der Sphärokrystalle in Wasser auf dieses deutet. Eine Formel für das Salz der Sphärokrystalle aufzustellen dürfte daher sehr voreilig sein. Es scheint mir auch die Aufstellung einer Formel nicht von solcher Wichtigkeit. Selbst wenn dies für die Sphärokrystalle gelänge, so fragt es sich doch, ob in der lebenden Zelle dasselbe Salz vorhanden ist, denn die Wirkung des Alkohols darf bei so veränderlichen Salzen, wie manche Phosphate, nicht vernachlässigt werden. Es wird zum Beispiel Monocalciumphosphat durch verdünnten Alkohol verändert, was schon dagegen spricht, daß dies in dem Alkoholmaterial vorliegt. Auch die großen rhombischen Einzelkrystalle, welche sich aus dem Schleim ausscheiden, sind kein Monocalciumphosphat. Die Reaktion mit Silbernitrat spricht dagegen, daß überhaupt ein Orthophosphat vorliegt. Mit Silbernitrat entsteht ein in Salpetersäure und Ammon löslicher weißer Niederschlag, wie ihn pyrophosphorsaure Salze geben[3]).

---

1) Landwirthschaftl. Versuchsstationen 1879 p. 68 u. p. 415.

2) Erlenmeyer, Studien über phosphorsaure Salze. Annalen d. Chemie 190 p. 189 ff. 194 p. 176 ff. Ber. d. d. chem. Ges. 1876. Bd. 9, p. 1839.

3) Die Umsetzung von Monocalciumphosphat durch kleine Mengen Wasser, welche Erlenmeyer angegeben, läßt sich sehr gut mikroskopisch beobachten. Übergießt man ganz wenig Monocalciumphosphat schnell mit viel Wasser, so löst es sich vollkommen auf. Bringt man aber zu krystallisirtem Monocalciumphosphat auf dem Objektträger

Die Sphärokrystalle bestehen also aus einem löslichen Calciumphosphat. Damit schließe ich die chemischen Beobachtungen und wende mich der Struktur der Sphärokrystalle zu, über die nur das Nothwendigste oben gesagt wurde und deren vollkommenes Verständniß erst aus der Bildung derselben erhellen wird. Zugleich wird die Verfolgung der Entstehung auch erst einigen Aufschluß über die Bedeutung des Calciumphosphates für die lebende Pflanze geben können.

Entstehung der Sphärokrystalle.

Die Entstehung der Sphärokrystalle ist von den früheren Beobachtern nur ungenügend verfolgt worden. Es heißt bei Allen, daß beim Behandeln von Schnitten der betreffenden Pflanze mit Alkohol sich in den Zellen kleine Kügelchen ausscheiden, daß beim Behandeln ganzer Pflanzentheile mit Alkohol nach Tagen oder Wochen fertige Sphärokrystalle sich finden. Man nahm an, daß die letzteren aus jenen Kügelchen entstanden seien; doch wurde das Wie nicht verfolgt. Da die Sphärokrystalle in den größeren Pflanzenstücken größer waren als die an Schnitten beobachteten anfänglichen Kugeln, so wurde von einzelnen Beobachtern daraus ein Wachsthum der Sphärokrystalle gefolgert. Nach NÄGELI sollte dies durch Apposition geschehen, wie heute noch allgemein angenommen wird.

Die Art der Entstehung ist jedoch eine ganz andere.

Man überzeugt sich bald, daß eine Untersuchung mikroskopischer Schnitte nicht zum Ziel führt. Behandelt man einen Schnitt einer der oben genannten Pflanzen auf dem Objektträger mit Alkohol, so entsteht in den meisten unverletzten Zellen ein Niederschlag. Derselbe besteht aus zahllosen Kügelchen, welche sich bald als Tropfen zu erkennen geben. Die Zellen sind anfangs durch den Niederschlag ganz undurchsichtig; allmählich wird der Inhalt heller und endlich verschwindet der Niederschlag vollständig. Dies kommt daher, daß der Alkohol auf dem Objektträger verdampft, dabei wässeriger wird und so im stande ist, den Niederschlag zu lösen. Es kann also die Bildung von Sphärokrystallen auf diese Art nicht beobachtet werden. Legt man Schnitte des Objektes in ein bedecktes Schälchen mit Alkohol, so findet sich nach einigen Stunden, daß die Tropfen in den Zellen zu kleinen Drusen krystallisirt sind. Sphärokrystalle bilden sich nicht. Diese Beobachtungen sprechen schon dagegen, daß die Sphärokrystalle aus den anfänglichen Kügelchen durch Appositionswachsthum entstehen.

Die stets vorhandene Kugelform der Sphärokrystalle legte mir den Gedanken nahe, daß dieselben nicht in fester Form entstehen, sondern daß sie ursprünglich Tropfen sind, welche, im Zellinhalt durch Alkohol ausgeschie-

einen kleinen Tropfen Wasser, so sieht man, wie das Salz sich löst, aber sofort zahllose rhombische Tafeln von unlöslichem Calciumdiphosphat entstehen.



den, später durch Krystallisation fest werden. Es ist nichts Auffallendes, daß feste Substanzen, welche durch ein Medium, in dem sie unlöslich sind, ausgefällt werden, anfangs flüssig sind. Eine Anzahl fester Ätherarten z. B. wird bei ihrer Bereitung durch Wasser ausgefällt. Dabei fallen die Äther in flüssiger Form nieder. Später erst erstarren die großen Tropfen zum festen Körper. Es war ein ähnlicher Vorgang bei der Alkoholeinwirkung auf den Zellsaft denkbar. Ganz so einfach verhält sich die Sache nicht.

Der wirkliche Vorgang läßt sich am besten verfolgen, wenn man ganze Stücke der Pflanzentheile in verdünnten Alkohol legt und an Schnitten davon oft beobachtet.

In der That entstehen die Sphärokrystalle als Tropfen. Wirkt der Alkohol schnell ein, wie dies bei mikroskopischen Schnitten der Fall ist, so entstehen unzählige kleine Tropfen, wie bei einer Emulsion. Beim langsamen Eindringen des Alkohols findet in den Zellen die Bildung von wenigen großen Tropfen statt. Das Festwerden der Sphärokrystalle ist ein einfacher Krystallisationsprozess. Der Tropfen erstarrt und dies geschieht in der Weise, daß eine äußere Rinde in Nadeln anschießt, die mehr oder weniger, oft gar nicht getrennt sind, während der Kern des Sphärokrystalls nicht sichtbar krystallinisch, vielleicht amorph ist. Meistens treten keine weiteren Schichten auf, wenn dies aber geschieht, so bilden sich neue Schichten durch eine wiederholte Krystallisation, indem im Innern nochmals eine oder mehrere Kugelschalen krystallinisch werden. Ein Wachsthum durch Auflagerung findet nicht statt. Der einmal festgewordene Sphärokrystall wächst überhaupt nicht mehr, er nimmt nur so lange an Größe zu, als er sich noch im Tropfenzustande befindet, und man kann dann weder von Appositions- noch Intussusceptionswachsthum reden, da es sich hier nur um die Vergrößerung eines Flüssigkeitstropfens handelt. Die Sphärokrystalle widersprechen also weder der Theorie von Nägeli, noch können sie dieselbe stützen.

Nägeli hat übrigens in seiner Mittheilung über die von ihm entdeckten Sphärokrystalle der Acetabularia seine Ansicht über das Wachsthum derselben nur auf die Beobachtung fertiger Zustände gegründet, und eigentlich nur aus dem Verlauf der konzentrischen Schichtung bei verschmolzenen Kugeln auf Appositionswachsthum geschlossen. Er sagt (l. c. p. 315): »Dieser Schichtenverlauf beweist, daß die Sphärokrystalle durch Auflagerung an der Oberfläche sich vergrößern.« Ein wirklicher Nachweis, daß das Wachsthum so stattfinde, ist von Nägeli nicht geliefert. Ich glaube deshalb auch, obgleich ich die Sphärokrystalle der Acetabularia nicht eingehend untersuchen konnte,[1]) dieselbe Art der Bildung für dieselben annehmen zu

1) Alkoholmaterial stellte mir Herr Geheimrath v. Sachs aus seiner Sammlung zur Verfügung. Doch konnte ich an demselben natürlich nur die fertigen Sphärokrystalle beobachten. Dieselben sind nicht, wie ich anfangs glaubte, anorganischer Natur. — Sie quellen in Schwefelsäure auf und verschwinden langsam, ohne daß wohl eine eigent-



dürfen. NÄGELI theilt am Ende seiner Abhandlung p. 321 eine Meinung über die Struktur der Sphärokrystalle mit, welche ich nach meinen Beobachtungen nicht bestätigen kann. Es heißt:

»Mit Rücksicht auf das krystallinische Gefüge scheint aus der mikroskopischen Untersuchung hervorzugehen, daß die Sphärokrystalle aus winzigen, höchstens 1 Mikrom (0,001 mm) dicken Nadeln oder Stäbchen zusammengesetzt sind, welche theils eine radiale, theils eine zum Radius rechtwinklige Stellung haben und welche, wie Balken zu einem Bau vereinigt, eine sehr poröse Masse bilden. Es ist nicht sicher, ob dieses Gefüge schon mit dem ersten Entstehen einer Schicht an der Oberfläche in fertigem Zustande auftritt, oder ob es durch eine nachträgliche Krystallisation im Innern seine Vollendung erhält.«

Einerseits habe ich nie unter meinen Objekten solche erblickt, welche einen derartigen Aufbau vermuthen lassen, andererseits scheint es mir unwahrscheinlich, daß bei einer ungestörten Erstarrung eine solche Struktur, wie sie NÄGELI annimmt, auftreten könne. Auch scheinen mir NÄGELI's Abbildungen mit den neuen Thatsachen im Einklang. Wenigstens ist an NÄGELI's Figur 2 wahrnehmbar, daß er auch eine Schale von anderer Molekularbeschaffenheit, als der des Kernes bei seinen Sphärokrystallen gesehen hat.

Daß die Sphärokrystalle, welche ich beobachtet habe, als Tropfen entstehen, ist eine nicht zu bezweifelnde Thatsache, allein es ist damit noch nicht vollkommene Klarheit über ihre Bildung gewonnen. Es liegen zwei Möglichkeiten vor, wie jene Tropfen sich in der Zelle ausscheiden. Sie können sich im Zellsaft oder in der Substanz des Protoplasmas bilden. Wiederholte sorgfältige Beobachtung konnte mich nicht zu einem bestimmten Schluß zwingen. Ich kann deshalb hier nur die Momente anführen, welche für oder gegen die eine oder andere Möglichkeit sprechen.

Es ist zunächst vorauszuschicken, daß die Tropfen von dem übrigen Zellinhalt von einem feinen Häutchen, welches wahrscheinlich aus Eiweißsubstanz besteht, umgeben sind. Aus dem Vorhandensein dieses Häutchens erklären sich verschiedene Thatsachen der Beobachtung, z. B. das verschiedene Verhalten der fertigen und der in Bildung begriffenen Sphärokrystalle gegen Lösungsmittel wie Salzsäure. Die fertigen, festen Sphärokrystalle schmelzen beim Lösen von außen ab, die sich bildenden nicht. In letzterem Fall, wo die Sphärokrystalle noch von einem Eiweißhäutchen umgebene Flüssigkeitstropfen sind, kann die gleiche Erscheinung des Abschmelzens natürlich nicht stattfinden. Im Tropfenstadium verschwinden die Sphäro-

---

liche Lösung stattfindet. Zieht man die Acetabularia mit kochendem Wasser aus und fällt mit Alkohol, so erhält man einen weißen Niederschlag, der unzweifelhaft die Substanz der Sphärokrystalle darstellt. Beim Verbrennen bildet sich reichliche Kohle. Beim Kochen mit Schwefelsäure bildet sich kein alkalische Kupferlösung reducirender Körper, sodaß also die Sphärokrystalle kein Inulin sind. (Prüfung auf Calciumphosphat, Calciumsulfat und Magnesiumsalze hatten ein negatives Resultat ergeben.)



krystalle erst, wenn die einwirkende Säure das Häutchen gelöst hat und der Tropfen sich in der umgebenden Flüssigkeit vertheilt. Ferner ist auch verständlich, daß die Carminfärbung nur an der Oberfläche stattfindet. Die Sphärokrystalle behalten auf ihrer Oberfläche das Grenzhäutchen, die frühere Tropfenumhüllung, und dies allein kann den Farbstoff aufnehmen. Beim Lösen in Salzsäure bleibt das gefärbte Häutchen zurück. Endlich erscheint es nun auch selbstverständlich, daß zwei Tropfen sich durch Berührung nur stören, aber nicht ineinanderfließen, was ja geschehen würde, wenn das umhüllende Häutchen dies nicht hinderte. Man kann übrigens gerade bei den verwachsenen Sphärokrystallen das Grenzhäutchen an der Verwachsungsstelle der beiden Kugeln mikroskopisch wahrnehmen.

Die Entstehung dieses Häutchens erscheint am plausibelsten bei der Annahme, daß die Tropfen sich im Protoplasma selbst ausscheiden. Die Tropfen würden dann Vakuolen in dem durch den Alkohol sich zersetzenden Protoplasma darstellen, welche sich durch osmotische Vorgänge vergrößerten. Der Vorgang würde Ähnlichkeit haben mit den Zersetzungserscheinungen des Protoplasmas durch Wasser. Die Sphärokrystalle würden durch Erstarrung in der Vakuole entstehen und die ursprüngliche Vakuolenwand würde das später den Sphärokrystall umhüllende und sich durch Carmin färbende Häutchen darstellen. Die stets halbkugelige Gestalt der Sphärokrystalle würde sich aus einer solchen Entstehungsweise ebenfalls erklären. Der protoplasmatische Wandbeleg wird bei langsamer Einwirkung des Alkohols nicht kontrahirt, sondern bleibt der Zellwand anliegen. Angenommen, die Tropfen schieden sich in dem Wandbeleg aus, so würden die Vakuolen bei ihrer Vergrößerung nach einer Seite durch die Zellwand gehemmt werden. Sie würden sich gegen die Zellwand abplatten, der Tropfen würde halbkugelig und die erstarrten Sphärokrystalle müßten dementsprechend die Form der Halbkugel haben.

Für die Tropfenausscheidung im Protoplasma spricht das häufige Vorkommen von Chlorophyllkörnern im Centrum der Sphärokrystalle — die Chlorophyllkörner liegen ja bekanntlich im Wandbeleg eingebettet. Es spricht weiter dafür das Vorkommen von Bildern, welche ich zuweilen erhielt. In den Zellen hatten sich die kleinen Sphärokrystalle beim Festwerden kontrahirt und füllen den ursprünglichen Raum nicht mehr aus, was eher auf die Vakuolennatur dieser Räume deutet, als auf ein einfaches, im flüssigen Zellsaft entstandenes Grenzhäutchen. Auch die Morphologie der Tropfenbildung kann für die Ausscheidung im Protoplasma gedeutet werden. Namentlich bei schneller Bildung der Tropfen, wie sie durch Glycerin und starke Salzsäure hervorgerufen werden kann, beginnt die Tropfenausscheidung immer von der Zellwand, dieselben heben sich gleichsam von der Wand in den Zellraum empor.

Trotzdem die Erscheinungen bei der Annahme einer Tropfenausscheidung im Protoplasma selbst besonders verständlich werden, ist es doch

noch nicht gestattet, sich derselben anzuschließen, da auch eine Thatsache gegen diese Bildungsweise spricht. Es finden sich nämlich auch in den Tracheiden von Angiopteris und anderer Farne Sphärokrystalle sehr reichlich. Da die Tracheiden kein Protoplasma enthalten, so muß damit die Wahrscheinlichkeit der Tropfenbildung im Protoplasma zweifelhaft werden.

Gegen die Ausscheidung der Tropfen im Zellsaft lassen sich keine Einwendungen machen, dagegen müssen verschiedene Eigenschaften des Zellsaftes gefordert werden, welche nicht ohne weiteres als vorhanden vorausgesetzt, aber doch wohl angenommen werden dürfen. Die Tropfenbildung im Zellsaft ist einleuchtend — die Tropfen schwimmen eben wie die einer Emulsion isolirt im Zellsaft. Verlangt wird jedoch, daß der Zellsaft nicht wässerig, sondern in hohem Grade viscid ist, da die später zu beschreibende Darstellung künstlicher Sphärokrystalle zeigen wird, daß nur in einem schleimigen Medium Sphärokrystalle entstehen. Das Vorkommen der Sphärokrystalle in den Tracheiden ist mit der Entstehung der Tropfen im flüssigen Zellsaft vereinbar. Nach dem Eindringen des Alkohols wird der Plasmaschlauch der Parenchymzellen permeabel und der Zellsaft wird durch Diffusion in die mit verdünnter Luft erfüllten Tracheiden eintreten, wo dann in derselben Weise wie in den Zellen die Tropfenausscheidung vor sich geht. Einige Schwierigkeit macht die Vorstellung der Entstehung des Grenzhäutchens. Man muß annehmen, daß der Zellsaft Eiweißlösung enthält, welche durch die Einwirkung des Alkohols gerinnt und so um die Tropfen ein relativ festes Häutchen bildet.

Daß nicht etwa die Tropfen sich zwischen Zellwand und Wandbeleg ausscheiden, kann man durch Beobachtung feststellen. Wenn man nach der Alkoholeinwirkung den Protoplasmabeleg durch Jod, Anilinlösung etc. zur Kontraktion bringt, sieht man, daß die Tropfen jedenfalls innerhalb des kontrahirten Schlauches liegen. Vielleicht gelingt es später, durch ein günstiges Beobachtungsobjekt die Unbestimmtheit zu heben und den wahren Vorgang vollständig zu sehen und klar zu legen.

Nach den erlangten Resultaten schien es mir besonders interessant, die Sphärokrystalle des Inulins bezüglich ihrer Bildung zu untersuchen und SACHS' Beobachtungen zu ergänzen. In der That sind auch diese Sphärokrystalle von besonderem Interesse, da sich die Verhältnisse ihrer krystallinischen Struktur, gegenüber den schon beobachteten Calciumphosphatsphärokrystallen, noch etwas kompliziren.

Die Sphärokrystalle des Inulins.

Durch die bekannte Abhandlung von SACHS[1]) wurde mit Sicherheit nachgewiesen, daß das Inulin in den Zellen von Dahlia, Helianthus, Inula

1) SACHS. Über Sphärokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen. Bot. Zeitung 1864.



gelöst vorkomme und daß Alkohol ein vortreffliches Reagens sei, das Inulin in den Zellen selbst in Form großer Sphärokrystalle niederzuschlagen.[1]) Es war SACHS damals nur um den Nachweis dieses Stoffes zu thun, eine eingehende Untersuchung der Bildung und der Strukturverhältnisse unterblieb und wurde auch später nicht wieder aufgenommen. Die große Ähnlichkeit mit den kurz zuvor von NÄGELI aufgefundenen Sphärokrystallen der Acetabularia trat sogleich hervor, doch konnte die bei den Sphärokrystallen des Inulins ebenfalls bemerkbare konzentrische Schichtung SACHS nicht zu dem unmittelbaren Schluß eines Wachsthums durch Auflagerung veranlassen. SACHS sprach deshalb auch nur seine Vermuthung über die Struktur der fertigen Gebilde aus. Die bei Druckwirkungen stets auftretenden radialen Spalten, sowie eine vorwiegend sichtbare radiäre Streifung machten es wahrscheinlich, daß die Inulinsphärokrystalle aus dichtgedrängten radialen Nadeln zusammengesetzt seien, worauf auch die optischen Erscheinungen deuteten. Diese Ansicht wurde von anderen Autoren auf die von ihnen beobachteten Sphärokrystalle übertragen.[2])

Durch die aus meinen Beobachtungen schon gewonnenen Anhaltspunkte wurde es mir leicht, noch einige ergänzende Thatsachen auch für das Inulin zu gewinnen.

Was die Entstehung der Inulinsphärokrystalle betrifft, so scheiden sie sich ganz in derselben Weise wie das Calciumphosphat als Tropfen aus. Es sind auch hier anfangs von einem Häutchen umgebene Tropfen, welche später krystallinisch erstarren. Damit soll nicht gesagt sein, daß dies Häutchen die Ursache der Krystallisation sei, da nach SACHS' Angaben auch in wässeriger Lösung von Inulin Sphärokrystalle auftreten. In den Zellen habe ich immer dies Häutchen beobachtet. Ich finde in SACHS' Untersuchung vom Jahre 1864 die Bestätigung meiner Beobachtung, denn es geht aus den Zeilen desselben hervor, daß er den wahren Vorgang der Sphärokrystallbildung als Tropfen schon gesehen hat. SACHS' Mittheilung lautet: »Setzt man auf einen frischen Schnitt der inulinhaltigen Knollen einen großen Tropfen 90 prozentigen Alkohol oder besser, taucht man jenen in Alkohol ein, so nimmt das vorher durchsichtige Parenchym eine opake weiße Färbung an, das Ganze wird knorpelartig steif. Beobachtet man einen solchen Schnitt in Alkohol von 90% mit starker Vergrößerung unter Deckglas, so zeigen sich die meisten Parenchymzellen erfüllt mit einem Niederschlag feiner, lebhaft bewegter Körnchen; häufig finden sich schon jetzt größere Kugeln, welche bei schwacher Vergrößerung Öltropfen ähnlich sind. In vielen Zellen hat der Niederschlag aber ein anderes Aussehen; es scheint so, als ob sich eine schaumig vakuolige, stark lichtbrechende Masse an die Zellwand angelagert hätte« (l. c. p. 85).

1) Über die Formenbildung im Einzelnen siehe SACHS' Abhandlung.

2) PRANTL hat in seiner Monographie des Inulins (München 1870) bezüglich der Struktur SACHS' Angaben acceptirt.



Ich glaube keine bessere Garantie für die Richtigkeit meiner eigenen Beobachtungen finden zu können als jene Zeilen. Aus dem oben bei den Sphärokrystallen der Euphorbia mitgetheilten Erklärungen finden auch manche Punkte in SACHS' Abhandlung eine Deutung.

Auch bezüglich der Struktur finden sich bei SACHS Angaben, welche zu den vorliegenden Beobachtungen stimmen. Er sagt: »Oft macht sich ein kompakterer Kern umgeben von einer dickeren helleren Schicht bemerklich« (l. c. p. 85). Dies Aussehen ist jetzt durch den oben bei den Phosphatsphärokrystallen beschriebenen Bau erklärlich.

Denn die Struktur der Inulinsphärokrystalle ist häufig ganz so wie die der Calciumphosphatsphärokrystalle. Eine dichte, deutlich krystallinische und aus radialen Nadeln bestehende Schale umhüllt einen amorphen, leichter löslichen Kern. Die Nädelchen, welche die Schale bilden, sind zuweilen wirklich isolirt, zuweilen ist dies nicht der Fall und die krystallinische Struktur der Schale erscheint dann als radiäre Streifung. Die krystallinische Kugelschale ist von verschiedener Dicke, manchmal sehr dünn, so daß die Streifung kaum sichtbar ist, manchmal sehr breit, so daß die einzelnen Nadeln deutlich hervortreten.

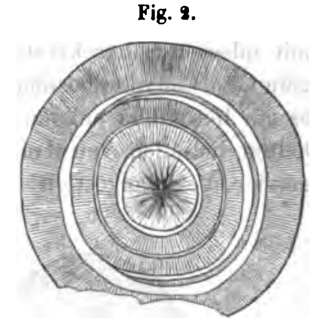
Wie bekannt, treten häufig zwei oder mehrere Sphärokrystalle zu Aggregaten zusammen. Es ist den früheren Beobachtungen hinzuzufügen, daß dort, wo zwei Kugeln zusammenstoßen, dieselben durch eine helle Linie getrennt sind. Dies ist das Grenzhäutchen des früheren Tropfens. Auch SACHS hat schon in seinen Figuren 1, 5, 6 diese trennende Membran gezeichnet. Wäre dies trennende Häutchen nicht vorhanden, so ließe sich gar nicht einsehen, weshalb zwei Inulinsphärokrystalle, die doch als Tropfen entstehen, bei ihrer Begegnung nicht in einen großen Tropfen zusammenfließen.

Die besten weiteren Aufschlüsse über die Strukturverhältnisse giebt die vorsichtige Behandlung mit warmem Wasser. Beim Lösen in verschiedenen energischeren Lösungsmitteln hatte ich bemerkt, daß bei allen Sphärokrystallen sich gewisse Partien leichter lösen, als andere. Es bestätigte sich, daß beim Inulin warmes Wasser oder verdünnte Salpetersäure einen besonders deutlichen Einblick in die Struktur verschafft. Die Kugeln schmelzen nicht von außen ab, sondern unter einer bleibenden, oft ziemlich dicken Hohlkugel löst sich der amorphe Kern auf, erst bei energischerer Behandlung mit dem lösenden Medium löst sich auch die krystallinische Schale.

In den meisten Fällen macht sich bei allen Inulinsphärokrystallen viel deutlicher als bei den früher beschriebenen eine konzentrische Schichtung bemerkbar. Dieselbe wird durch die radial stehenden Nadeln der Schale meist verdeckt, wird aber bei genauer Einstellung oder beim Behandeln mit Lösungsmitteln deutlich. Diese konzentrische Schichtung ist dadurch bedingt, daß auch im Innern des Sphärokrystalls deutlich krystallinische Schichten sich bilden, welche aber zwischen sich amorphe Schichten ein-

schließen. Der Sphärokrystall besteht also aus abwechselnd amorphen und krystallinischen Schichten. Außen liegt immer eine dichte Schicht. Behandelt man solche Krystalle mit warmem Wasser, so lösen sich alle amorphen Schichten heraus und die krystallinischen Schichten bleiben als konzentrische Kugelschalen stehen. Man erhält gleichsam Skelette der Sphärokrystalle, die aus krystallinischem Inulin bestehen. In der Regel sind die krystallinischen Schichten nicht so breit wie die amorphen, oft ist es umgekehrt. Ganz dieselbe Struktur besitzen auch die von Mika gefundenen Sphärokrystalle.

Fig. 2.



Inulinsphärokrystall nach der Behandlung mit warmem Wasser. Die amorphen Schichten sind herausgelöst.

Ich glaube damit die Entstehung der Sphärokrystalle etwas klarer gelegt und die Einsicht in ihre Struktur um einen Schritt gefördert zu haben. Es fragt sich nun aber, welche Umstände diese seltsame Formenbildung bedingen. Daß diese Absonderungsform an ganz bestimmte Bedingungen geknüpft ist, ergiebt sich daraus, daß auch Substanzen, welche bei ihrer Krystallisation gewöhnlich eine Form der bekannten Krystallsysteme annehmen, unter Umständen als Sphärokrystalle auftreten, wie das Beispiel des Calciumphosphates in dem Alkoholmaterial zeigt.

Es kam also darauf an, gerade von solchen Substanzen Sphärokrystalle künstlich darzustellen. Versuche mit verschiedenen Salzen ergaben vorerst, daß durch Alkohol allein die Salze niemals aus ihrer wässerigen Lösung als Sphärokrystalle niedergeschlagen werden, sondern in ihrer gewöhnlichen Krystallform sich abscheiden. Eine mit Sicherheit festzustellende Bedingung für die Gewinnung von Sphärokrystallen ist, daß die Krystallisation in einem schleimigen Medium erfolgt, welches die freie Bewegung der Moleküle bei der Krystallisation bis zu einem gewissen Grade hemmt. Es sind schon 1872 einige dahingehörige Experimente von P. Harting[1]) veröffentlicht worden, durch welche die Identität von künstlich in schleimigen Medien erzeugten Niederschlägen mit den im Thierreich vorkommenden Kalkkonkretionen nachgewiesen werden sollte. Es gebührt Harting das Verdienst, durch seine Experimente den Versuch zur Lösung von interessanten Fragen, namentlich über thierische Lebensvorgänge, angebahnt zu haben, doch wurde der Weg nicht weiter verfolgt. Seine Angaben über die Entstehung der künstlichen Sphärokrystalle und über die dabei in Betracht kommenden chemischen Vorgänge bedürfen aber auch noch mancher Berichtigung.

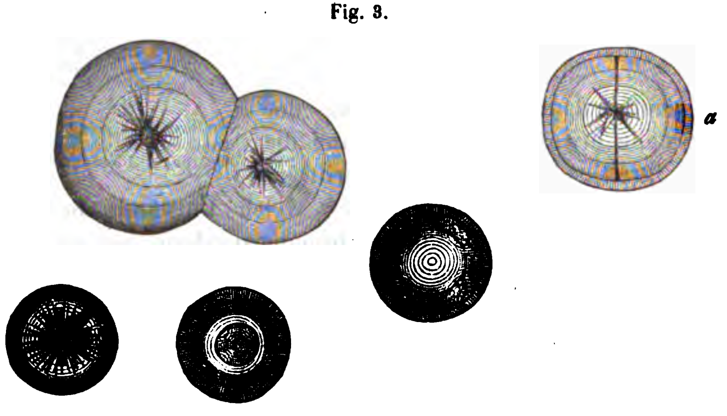
Harting erzeugte Niederschläge von kohlensaurem Kalk, indem er in

1) P. Harting. Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Amsterdam 1872.



Eiweiß, Gelatine, Leim, Blut etc. Calciumchlorid und Kaliumkarbonat zusammenbrachte. Die zahlreichen Abbildungen seiner Niederschläge zeigen Formen, welche den in Pflanzenzellen beobachteten Sphärokrystallen, namentlich auch in ihren optischen Eigenschaften, auf's Haar gleichen. Für den vorliegenden Zweck reicht aber eine bloße Vergleichung dieser Formen mit unseren Sphärokrystallen nicht aus. Außerdem war es HARTING nicht gelungen, Calciumphosphat in Form von Sphärokrystallen zu erhalten, worauf es mir besonders ankam. Um Sphärokrystalle von Calciumphosphat zu erhalten, habe ich, von HARTING's Angaben ausgehend, die Experimente in folgender Weise angestellt:

Fig. 3.



Künstliche Sphärokrystalle von Calciumphosphat. *a.* zusammengesetzter Sphärokrystall, durch Vereinigung zweier Tropfen entstanden.

Ein Hühnereiweiß wurde mit dem gleichen Volum einer konzentrirten Lösung von Calciumchlorid (1 : 2) gut gemischt und dann eine konzentrirte Lösung von Natriumphosphat zugesetzt. Nach Verlauf eines Tages fanden sich in dem Gemisch zahlreiche Krystalle. Es waren jedoch meistens Krystalldrusen und wenig Sphärokrystalle. Dies schien die Angabe HARTING's zu bestätigen, daß das Calciumphosphat jene Form nicht annähme und nur in gewöhnlicher Krystallform aus dem Eiweiß abgeschieden werde. Indem ich mit verdünnteren Lösungen arbeitete, kam ich aber doch zum Ziel.

2 ccm Calciumchloridlösung (1 : 30) mit einem Eiweiß gut gemischt und mit 2 ccm einer Lösung von Natriumphosphat (1 : 30) versetzt, lieferten einen flockigen Niederschlag, in dem sich nach einiger Zeit zahlreiche Sphärokrystalle vorfinden, welche bis zu 0,025 mm groß sind. Da bekanntlich Hühnereiweiß lösliche Phosphate enthält, so genügt es, zu einem Eiweiß eine Lösung von Calciumchlorid (1 + 2) in gleichem Volumen zuzusetzen und einige Stunden sich selbst zu überlassen, um Sphärokrystalle in Unzahl zu finden. Die größten Sphärokrystalle erhielt ich, als das mit der Chlorcalciumlösung (1 + 2) im gleichen Volumen gemischte Eiweiß auf seiner Oberfläche mit einem groben Pulver von Dinatriumphosphat bestreut und

einen Tag der Ruhe überlassen wurde. Man kann auch so verfahren, daß man das feste Natriumphosphat durch eine Scheidewand von Filtrirpapier auf das Eiweiß wirken läßt.

Ganz ebenso einfach erhält man Sphärokrystalle von kohlensaurem Kalk.

Man mischt in einem Becherglas ein Hühnereiweiß gut mit einem gleichen Volumen der Chlorcalciumlösung (1 : 2) und fügt langsam eine Lösung von Calciumcarbonat (1 : 2) zu. Schon nach einer halben Stunde findet man unzählige Sphärokrystalle von Calciumcarbonat. Ein Zeitraum von 10 Tagen, welchen HARTING zur Bildung derselben angiebt, ist gar nicht nöthig. Auch beim Calciumcarbonat kann man statt der Lösung das zur Bildung des Niederschlages verwendete kohlensaure Salz pulverförmig anwenden.

Wie die beigegebenen Abbildungen der künstlichen Sphärokrystalle zeigen, haben sie ganz das Aussehen der in den Pflanzenzellen abscheidbaren. Ihre Eigenschaften sind dieselben und ihre Struktur ganz die schon oben geschilderte. Der Kern der künstlichen Sphärokrystalle ist nicht sichtbar krystallinisch, während die Schale die strahlige Struktur zeigt. Dieselbe ist jedoch oft sehr fein und dann nur mit starken Vergrößerungen sichtbar. Sehr häufig ist der amorphe Kern sehr klein, sodaß also fast der ganze Sphärokrystall krystallinisch ist. Es kommen auch hier Verschmelzungen vor wie bei den schon bekannten Sphärokrystallen, namentlich Verschmelzungen größerer Tropfen, die dann mit den zusammengesetzten Stärkekörnern einige Ähnlichkeit haben. Fig. 3 a.

Die Entstehung der künstlichen Sphärokrystalle ist keine andere als die in Pflanzenzellen vor sich gehende. Sie entstehen als Tropfen, die Erstarrung geht nur schneller vor sich als in den Zellen. Löst man die in dem Eiweiß ausgeschiedenen Sphärokrystalle in einer Säure, so bleibt ersteres in geronnenem Zustande zurück und man erblickt sehr deutlich die Hohlräume, welche die Sphärokrystalle ausfüllten, man hat ein Bild wie ein Zellgewebe.

Es sind nun noch die Angaben HARTING's über die chemischen Vorgänge bei der Bildung dieser künstlichen Kalksphärokrystalle zu berichtigen. Der genannte Autor hielt dieselben nämlich für eine Verbindung der Kalksalze mit dem Eiweiß und nannte dieselbe »Calcoglobulin«. Dies Calcoglobulin sollte noch viel überschüssiges Kalksalz enthalten und beim Lösen der Sphärokrystalle sollte dann das eigentliche Calcoglobulin als eine feste Kugel zurückbleiben, welche sich mit Jod und Carmin färbe. HARTING hat sich jedoch täuschen lassen; er hielt den beim Lösen des Sphärokrystalls zurückbleibenden Hohlraum für eine feste Kugel. Seine Angabe, daß dieselbe sich intensiv färbe, ist unrichtig. Bei einer Tinktion bleibt, wie erklärlich, die Vakuole heller als das umgebende Eiweiß.

Daß das Eiweiß nur als ein, die Krystallisation hinderndes Medium die Sphärokrystallbildung begünstigt, geht daraus hervor, daß in andern schleimigen Medien, z. B. in einer Gelatinelösung, dieselben Gebilde erzeugt wer-

den können. Allerdings geht ein Theil der Kalksalze eine Verbindung mit dem Eiweiß ein, allein diese stellt eine weiße membranöse Masse dar, die Sphärokrystalle aber sind gerade die als überschüssig abgeschiedene Kalksalzmenge, bestehen also aus kohlensaurem resp. phosphorsaurem Kalk. Ein weiterer Beweis, daß das Eiweiß nur als schleimiges Medium wirkt, ist, daß die Bildung von Sphärokrystallen nicht eintritt, wenn man das Eiweiß sehr stark verdünnt. In diesem Fall krystallisiren die Salze in ihrer gewöhnlichen Form aus.

Es ist zu vermuthen, daß zahlreiche ähnliche Gebilde wie die beschriebenen Sphärokrystalle ebenfalls als solche Ausscheidungen aus einer viscosen Flüssigkeit entstehen und also Sphärokrystalle sind. Dagegen wird wohl andererseits manches als Sphärokrystall bezeichnet, was unter diese Bezeichnung nicht gehört. Denn nicht jede rundliche Druse darf als Sphärokrystall bezeichnet werden. Es giebt Drusen, die den Sphärokrystallen äußerlich ganz ähnlich sind, aber dennoch eine andere Struktur besitzen, denen namentlich der Wechsel der amorphen und krystallinischen Schichten fehlt.

Zur Klärung des Begriffes möchte ich noch ein paar Worte über diesen Ausdruck hinzufügen. In allen krystallographischen Lehrbüchern wird als wesentliches Merkmal für den Begriff Krystall die polyedrische Form verlangt. Ein kugelförmiger Krystall würde demnach von einem Krystallographen wohl als eine widersprechende Bezeichnung abgewiesen werden. Es wird aber jedem einleuchten, daß auch mit diesem Ausdruck weiter nichts gesagt sein soll, als daß das durch ihn bezeichnete Gebilde neben seiner Kugelform wesentliche Eigenschaften der Krystalle, namentlich optische, wie diese besitzt. Hätte man bei Entdeckung jener Gebilde ganz korrekt sein wollen, so hätte man sie den krystallinischen Aggregaten beifügen müssen, da sie als aus einzelnen nadelförmigen Krystallindividuen bestehend angesehen wurden — sie waren Drusen. Aber nach den gewonnenen Erfahrungen könnte man auch diese Bezeichnung nicht ganz richtig finden. Die Mineralogen nennen »Druse« nur die Aggregation von Krystallen, halten aber die Unterlage, welche dem Aggregat als Lager dient, nicht zur Druse gehörig.

Bei den Sphärokrystallen gehört aber doch der amorphe Kern, welcher den Nädelchen der Schale (der Druse) als Unterlage dient, unbedingt zum ganzen Gebilde. Wir haben also durch das Vorhandensein des amorphen Kernes, der mit der krystallinischen Hülle Eins ausmacht, eine Art Mittelding zwischen amorphen Gebilden und Krystallaggregat.

Am besten würde man daher wohl die Sphärokrystalle als »Krystalliten« bezeichnen, ein Ausdruck, welcher von Vogelsang für ähnliche Bildungen eingeführt worden ist. »Krystalliten, sagt Vogelsang, kann man alle diejenigen leblosen Gebilde nennen, denen eine regelmäßige Gliederung oder Gruppirung eigenthümlich ist, ohne daß sie im Ganzen oder in ihren einzelnen Theilen die allgemeinen Eigenschaften krystallinischer Körper, ins-

besondere eine regelmäßige polyedrische Umgrenzung zeigen«. Die von VOGELSANG beobachteten Krystalliten des Schwefels, kohlensauren Kalks, der Silikate etc. sind gewöhnlich kugelige, sich in Tropfenform abscheidende Körper, welche später mehr oder weniger Krystallisationsvorgänge zeigen, ohne doch wirkliche Polyeder zu werden. Wir finden bei VOGELSANG einige Abbildungen, welche unseren Sphärokrystallen sehr ähnlich sind. VOGELSANG nimmt als Ursache der Gestaltenbildung seiner meist bei Hochofenprozessen entstehenden Krystalliten ebenfalls die »chemisch-physikalische Beschaffenheit der Umgebung« in Anspruch. Es wäre deshalb, wenn man eine Übereinstimmung der Benennungen ähnlicher Bildungen in den verschiedenen Wissenschaften vorzieht, korrekter, für unsere besprochenen Objekte die Bezeichnung »Sphärokrystalliten« zu wählen, doch kommt es mir, da der alte für uns verständlich ist, weniger darauf an, einen neuen Namen einzuführen, als darauf hinzudeuten, daß diese in Pflanzen gefundenen Absonderungsformen auch in der unorganischen Welt ihre Analogien haben.

Gleichsam als Anhang zu dem vorstehend Mitgetheilten muß ich noch einige chemische Details erörtern, die sich oben nicht gut einschieben ließen.

Bei den mikroskopischen Beobachtungen, war es mir aufgefallen, daß eine ähnliche Tropfenbildung, wie sie der Alkohol im Zellinhalt hervorruft, in vielen Zellen momentan durch Glycerin hervorgerufen wird. Diese Thatsache erinnerte mich an eine Mittheilung von G. KRAUS, welcher gefunden hatte, daß, wenn man zuckerhaltige Gewebe in Glycerin legt, sich in den Zellen stark lichtbrechende Kugeln ausscheiden. Auch durch Alkohol sollte diese Abscheidung von »Syruptropfen« erfolgen und beide Flüssigkeiten wurden als Reagens auf Zucker empfohlen.[1]) KRAUS bezeichnete diese Tropfenbildung als »morphologische Reaktion« des Zuckers. Dieselbe ist im höchsten Grade unbefriedigend, da unzählige Körper sich durch Zufügen eines andern Mediums zu ihrer Lösung als Tropfen ausscheiden. Ein morphologisches Merkmal dürfte auch in der Mikrochemie als bestätigendes angenommen werden, wie ja die Krystallform überhaupt in der Chemie als von größter Wichtigkeit für die Erkennung der Substanzen berücksichtigt wird, aber die Tropfenform dürfte doch eine etwas gar zu unbestimmte und allgemeine sein, um sie in dieser Weise zu verwerthen.

Da überhaupt die Zuckernatur der von KRAUS bemerkten Tropfen ganz unsicher war, unterwarf ich jene Beobachtungen einer Nachprüfung.

Zuckerrohr.

Wenn man frische Schnitte in absoluten Alkohol legt, so findet man bald in allen Zellen, die unverletzt geblieben sind, zahlreiche kleine nadel-

1) G. KRAUS, Über das Verhalten des Zuckersaftes gegen Alkohol und Glycerin und über die Verbreitung des Zuckers. Bot. Zeitung 1876, p. 604.

förmige Krystalle. Man muß Längsschnitte machen, da die Zellen longitudinal gestreckt sind und durch einen Querschnitt deshalb aufgeschnitten werden. Die Zellen haben kleine spaltenförmige Tüpfel in Menge, auf welche als mögliche Verwechslung mit Krystallnadeln aufmerksam gemacht sei.

Die durch Alkohol ausgeschiedenen Kryställchen sind in Wasser schwer löslich und können also kein Zucker sein; selbst nach längerer Zeit findet man einen Theil ungelöst. Legt man einen Schnitt in konzentrirtes Glycerin, so beginnt bald eine Zersetzung des Zellinhaltes. Nach viertelstündiger Einwirkung finden sich große Tropfen von anfangs unregelmäßiger Form, die sich später abrunden, theils zu einem, theils zu mehreren die Zelle erfüllend. Die Tropfen sind stark lichtbrechend. Man kann nach der Behandlung mit konzentrirtem Glycerin die Schnitte mit der Pincette aufnehmen, schnell in destillirtem Wasser abspülen und auf einen Objektträger legen, die Kugeln bleiben erhalten. Läßt man nun viel Wasser zutreten, so lösen sie sich allmählich auf, d. h. sie schmelzen nicht etwa wie feste Körper ab, sondern werden allmählich heller. Bei diesem Vorgang sieht man denn, daß die Kugeln durch ein Häutchen umschlossen sind. Dasselbe wird bestätigt, wenn man Schnitte in dem konzentrirten Glycerin ca. 4 Stunden liegen läßt und dann mit Jod-Jodkalium färbt.

Der flüssige Inhalt der abgegrenzten Tropfen ist aber keine Zuckerlösung. Zunächst bemerkte ich mehrfach, daß, wenn die Schnitte längere Zeit in konzentrirtem Glycerin liegen blieben, in den Tropfen aus der Lösung Krystalle anschossen. Dies würde aus einer Zuckerlösung nicht geschehen. Zucker löst sich auch in konzentrirtem Glycerin in erheblicher Menge, wird also kaum auskrystallisiren. Ich prüfte auch das Verhalten von Zuckerlösung gegen Alkohol. Ein Tropfen konzentrirter Zuckerlösung (1 + 1) wurde mit absolutem Alkohol versetzt in der Weise, daß der Rand des Deckglases eingestellt wurde, um die Mischung des seitlich eintretenden Alkohols mit der Zuckerlösung zu beobachten. Es entsteht bei dem Zusammentreten beider Flüssigkeiten ein schaumiges Gemenge; es sind unzählige Tröpfchen, welche das Gemisch einen Moment trüben. Die Erscheinung hat aber keine Ähnlichkeit mit der in den Zellen des Zuckerrohrs durch Alkohol hervorgerufenen. Mischt man statt mit Alkohol die Zuckerlösung (1 + 1) mit Glycerin, so findet beim langsamen Zufließen des letzteren keine sichtbare Veränderung statt, das Glycerin mischt sich ruhig mit dem Syrup. Wird konzentrirte Zuckerlösung mit dem 4 fachen Volumen absoluten Alkohols versetzt, so findet keine Fällung statt. Nach Wochen erst krystallisirt der Zucker an den Wänden des Gefäßes in großen Krystallen aus.

Um zu entscheiden, welcher Art die durch Alkohol oder Glycerin bewirkten Ausscheidungen seien, wandte ich die vielfach benutzte Methode an, ganze Stücke Zuckerrohr der Wirkung des Alkohols auszusetzen. Nach einigen Tagen hatten sich schon, wie ich erwartete, in vielen Zellen theils große Drusen, theils Sphärokrystalle eines farblosen Körpers abgesetzt. Im

Ganzen waren die Krystallite den oben beschriebenen gleichgestaltet, oft waren die Formen etwas komplizirter. Es fanden sich Gebilde, die halb Druse, halb Sphärokrystall waren.

Die Substanz löste sich nach einiger Zeit in Wasser, doch nicht leicht, war schwer löslich in Essigsäure, leicht dagegen in Mineralsäuren. Konzentrirte Schwefelsäure löste nur theilweise; bei dieser Lösung ließ sich die oben beschriebene Struktur der Sphärokrystalle besonders schön sehen, die ganze strahlig gebaute Schale blieb zurück. Gyps krystallisirte bei der Behandlung mit Schwefelsäure nicht aus, sodaß also die Abwesenheit eines Kalksalzes sicher war. Der Verdacht, daß dennoch ein Phosphat vorläge, wurde durch den reichlichen Niederschlag mit Ammonmolybdat in allen Zellen bestätigt. Die Phosphorsäurereaktion läßt sich beim Zuckerrohr wegen der Durchsichtigkeit der Zellen besonders gut demonstriren. An Stücken Zuckerrohr, welche schon lange Zeit in Alkohol gelegen hatten, fand ich an den Schnittflächen ganze Krusten des Salzes, theils in großen Krystallen, theils als Sphärokrystalle. Diese Krusten lassen sich so sauber abheben, daß man fast nur reines Salz ohne Zellgewebe etc. hat. Eine Probe gab schon in der Kälte sofort einen reichlichen Niederschlag mit Ammonmolybdat.

Die Prüfung auf die Base gab folgendes Resultat:

Das Salz löste sich in heißem Wasser. Kohlensaures Ammon gab keinen Niederschlag: Abwesenheit von Calcium. Die Lösung mit Salmiak, Ammon und Natriumphosphat versetzt gab einen krystallinischen Niederschlag: Magnesium.

Das durch Alkohol auskrystallisirte Salz im Zuckerrohr ist Magnesiumphosphat. Zur Berichtigung von Kraus' Angaben schien es mir nothwendig, das Magnesiumsalz in den durch Glycerin entstehenden Tropfen selbst nachzuweisen, was folgendermaßen geschah. Schnitte wurden ca. $^1/_4$ Stunde in konzentrirtes Glycerin gelegt, nachdem die Tropfen entstanden, mit destillirtem Wasser abgespült und auf dem Objektträger Ammon und Natriumphosphatlösung zugefügt. In den Tropfen entsteht ein Niederschlag, der oft kleinkörnig ist, meist aber aus deutlichen Krystallen besteht. Überläßt man das Ganze längere Zeit der Ruhe, so treten später große Krystalle von phosphorsaurer Ammonmagnesia auf.

In den lebenden Zellen des Zuckerrohrs finden sich sehr kleine Krystalle, welche man leicht übersieht, und am besten mit dem Polarisationsapparat findet. Es sind rhombische Täfelchen. Kraus hielt diese Kryställchen für Kalkoxalat und glaubte daraus schließen zu können, daß das Kalkoxalat in den Zuckerrohrzellen in keiner Beziehung zu den Eiweißkörpern, vielmehr zu den Kohlehydraten stände. Da nun diese Kryställchen kein Kalkoxalat sind, so ist auch die daran geknüpfte Spekulation hinfällig.

Die Kryställchen sind zwar in Essigsäure unlöslich, lösen sich auch in einigen starken Mineralsäuren, was für Kalkoxalat spräche. Allein in

Schwefelsäure lösen sie sich schwierig, es findet aber dabei keine Gypsbildung statt. Diese Prüfungen können nur dazu veranlassen, in den kleinen Krystallen Calciumsulfat anzunehmen. Die Lösungsversuche sind immerhin unsicher. Die Analyse gab ein klares Resultat.

Zuckerrohrinternodien wurden zerschnitten, mit verdünnter Salzsäure extrahirt, neutralisirt, filtrirt, mit Thierkohle entfärbt und die eingedampfte Lösung auf Kalk geprüft. Ein Niederschlag mit Ammonoxalat zeigte Kalk an.

Baryumchlorid gab einen bedeutenden Niederschlag, welcher Schwefelsäure, Phosphorsäure (aus dem Mg-Phosphat) und Oxalsäure enthalten konnte. Die Trennung der Säuren wurde nach der allbekannten Methode vorgenommen. Es wurde gefunden 1) Phosphorsäure, 2) Schwefelsäure. Die Phosphorsäure gehört dem schon nachgewiesenen Magnesiumphosphat an, die Schwefelsäure stammt aus den kleinen Krystallen, welche aus Calciumsulfat (vielleicht ebenfalls mit einer geringen Beimengung von Mg wie bei Angiopteris) bestehen.

Oxalsäure wurde nicht gefunden, in der essigsauren Lösung erzeugte Chlorcalcium keinen Niederschlag.

Beim Zuckerrohr ist also statt Calciumphosphat ein Magnesiumphosphat in den Zellen vorhanden. Noch bei zahlreichen anderen Pflanzen habe ich durch Alkohol in Form von Sphärokrystallen ausscheidbare Salze gefunden. In reichlicher Menge fand ich Sphärokrystalle von Calciumsulfat in Hebeclinium macrophyllum. Bei dieser letzteren Pflanze war der Ort des Vorkommens besonders auffallend, die größte Masse des Calciumsulfates war in den jungen Holzzellen ausgeschieden, sodaß das gesammte Holzgewebe ganz mit Sphärokrystallen erfüllt war.

Indem ich die Mittheilung des thatsächlichen Details damit abbreche, fragt es sich, ob dasselbe für die Lösung wissenschaftlicher Fragen verwerthbar ist.

Man hat versucht, die Sphärokrystalle zur Begründung der Wachsthumstheorie der Stärkekörner heranzuziehen, und es muß auf Grund der neuen Beobachtungen diese Frage auch hier berührt werden. Ich will zunächst den Versuch machen, die Eigenschaften der Sphärokrystalliten mit denen der Stärkekörner zu vergleichen, denn es würde wohl ein bedenklicher Irrthum in der Annahme liegen, daß, selbst wenn das Wachsthum der Sphärokrystalle bis auf die Atomlagerung bekannt wäre, auch das der Stärkekörner damit ohne weiteres erklärt sei.

Daß die Beobachtung der Sphärokrystalle keine Thatsachen ergiebt, welche mit NÄGELI's Wachsthumstheorie in Widerspruch stehen, muß aus dem Mitgetheilten einleuchten. Die Sphärokrystalle sind überhaupt ganz ungeeignet, um aus ihrem Verhalten Schlüsse auf Wachsthumsvorgänge zu ziehen, da ein Wachsthum bei ihnen gar nicht vorkommt. Die endliche

Größe des Sphärokrystalls ist bedingt durch die Größe des Tropfens, aus dem er durch Erstarren, gleichsam durch Gerinnen hervorgeht: kleine Tropfen geben kleine, große Tropfen große Sphärokrystalle. Stärkekörner aber wachsen nach der allgemein gültigen Annahme aus einem primären Körnchen zum größeren Korn heran. Aus diesen Thatsachen ergiebt sich die Aussichtslosigkeit, die Sphärokrystalle für das räthselhafte Wachsthum der Stärkekörner als Schlüssel zu benutzen.

Ich will noch eine Überlegung mittheilen, welche sich bei Betrachtung der Sphärokrystalle aufdrängt. Der feste Sphärokrystall wächst nicht. Es wäre aber denkbar, daß ein solches Wachsthum unter besonderen Umständen stattfände. Es könnte aber in diesem Fall ein Wachsthum nur durch Apposition geschehen, da der feste Sphärokrystall nicht mehr wie der Tropfen, aus dem er entsteht, neue Substanzmoleküle zwischen die vorhandenen einlagern kann. Ein solches weiteres Appositionswachsthum des festgewordenen Sphärokrystalls findet aber augenscheinlich in der Regel nicht statt, obgleich oft noch die umgebende Lösung reichlich von seiner Substanz enthält. Es ist wohl möglich, daß das Grenzhäutchen eine Auflagerung hindert, die Anziehung der festen Kugel wirkt also nicht mehr auf die festen Moleküle in der umgebenden Lösung. Daß der ursprüngliche, ebenfalls durch das Häutchen abgeschlossene Tropfen dagegen sich vergrößert, ist leicht erklärlich, da hier beträchtliche osmotische Kräfte in Wirkung treten. Ich führe dies nur an, um darauf hinzuweisen, wie für einen Körper in verschiedenen Stadien eine ganz verschiedene Art des Wachsthums denkbar ist und vielleicht thatsächlich vor sich gehen könnte. Dieser Hinweis geschieht namentlich in Bezug auf die Stärkekörner, wo einerseits von Nägeli Intussusceptionswachsthum theoretisch verlangt, andererseits von Schimper Apposition neuer Schichten unter besonderen Umständen thatsächlich beobachtet wurde. Ich betone nochmals, daß dies Alles nur Betrachtungen sind und ich aus ihnen und den Beobachtungen über die Sphärokrystalle nicht den kleinsten Schluß auf das Wachsthum der Stärkekörner ziehe.

Versuchen wir, da für das Wachsthum sich keine Vergleichspunkte zwischen Stärkekörnern und Sphärokrystallen ergeben, ob bei den fertigen Gebilden einige Ähnlichkeiten zu Tage treten.

Die Schichtenbildung ist dasjenige Moment, welches besonders zu einer Gegenüberstellung von Stärkekörnern und Sphärokrystallen aufgefordert hat. Man glaubte die Entstehung der Schichtung bei den Sphärokrystallen zu kennen und übertrug die scheinbare Thatsache des Appositionswachsthums des Sphärokrystalls auf die Stärkekörner. Daß die Schichtung der Sphärokrystalle nicht durch Auflagerung entsteht, habe ich nachgewiesen. Sie entsteht durch wiederholte Krystallisation beim Erstarren der Krystalliten. Die Ursache dieser Entstehung von krystallinischen und amorphen Schichten aufzufinden, dürfte Schwierigkeit haben. Wie wir gesehen haben, krystallisiren die Sphärokrystalle gleichsam von außen nach innen. Die

Schale ist immer krystallinisch, und wenn eine weitere Krystallisation beginnt, so geschieht dies innerhalb der ersten Schale, aber nicht vom Centrum aus, sondern centripetal. Der Kern bleibt immer amorph. Eine ausreichende Erklärung der Entstehung dieser krystallisirten Kugelschalen unter einander kann ich nicht geben. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß Krystallisationen gewöhnlich an der Grenze der krystallinischen Flüssigkeit und eines anderen Körpers beginnen. Eine krystallisirende Flüssigkeit setzt am Rande der Schale, die sie enthält, zuerst Krystalle an. Eiskrusten treten zuerst am Rande eines Wassers auf. So ist es verständlich, daß die erste krystallinische Schale bei den Sphärokrystallen am Grenzhäutchen auftritt. Ob das Auftreten der zweiten und weiterer krystallinischer Schichten denselben Grund hat, kann ich nicht für wahrscheinlich halten, da die zweite krystallinische Schicht von der ersten häufig durch eine amorphe getrennt ist. Daß überhaupt Schichten verschiedener Molekularanordnung entstehen, ist ebenfalls nicht leicht zu begründen.

Einerseits ist es denkbar, daß die Sphärokrystalle, die nicht aus einer rein wässerigen Lösung krystallisiren, geringe Mengen von Verunreinigungen aus dem Medium mit einschließen. Die krystallinischen Schichten wären dann die rein auskrystallisirte Substanz, die amorphen durch jene Beimengungen an der Krystallisation gehindert. Daß äußerst kleine Quantitäten fremder Substanzen die Krystallisation einer andern Substanz hindern, hat der Chemiker oft in unliebsamer Weise zu beobachten Gelegenheit. Die Bildung verschieden konstituirter Schichten der Sphärokrystalle könnte aber auch einen andern Grund haben. Bei der Krystallisation spielt das Wasser eine hervorragende Rolle. Es wird Wasser bei der Krystallisation aufgenommen. Da nun bei den Sphärokrystallen die Krystallisation in dem abgeschlossenen Raum des umhüllten Tropfens stattfindet, so kann, wenn nur einzelne Schichten krystallisiren, das Wasser einem andern Theil entzogen werden. Es ist somit wohl denkbar, daß ein Theil der Schichten, und zwar die krystallisirten, mehr Wassermoleküle zwischengelagert enthält, als der andere. Da die Entscheidung über die Ursache der Schichtenbildung bei den Sphärokrystallen auf solche Schwierigkeiten stößt, so ist also auch in dieser Beziehung nicht zu erwarten, daß von hier ein Licht auf die Stärkekörner falle. Jedenfalls ist aber soviel klar, daß man durchaus nicht berechtigt ist, eine Schichtenbildung ohne weiteres als Ausdruck des Wachsthums eines Körpers anzusehen.

Noch eine dritte Beziehung finden wir zwischen Sphärokrystallen und Stärkekörnern: die optischen Erscheinungen. Die Ähnlichkeit der Polarisationserscheinungen bei Sphärokrystallen und Stärkekörnern ist geeignet, auch als Ursache in beiden Fällen eine ähnliche Struktur annehmen zu lassen. Ich zweifle nicht, daß man bei den Sphärokrystallen als solche die regelmäßige radiale Anordnung der krystallinischen Massentheilchen ansehen muß, welche den Sphärokrystall aufbauen. Daß bei den Sphärokrystallen

nicht die stoffliche Beschaffenheit Ursache der Doppelbrechung ist, scheint dadurch bestätigt zu werden, daß dieselbe erst mit der krystallinischen Differenzirung auftritt, vorher nicht. Die Schichtung an sich kann nicht Ursache der Doppelbrechung sein, da auch Sphärokrystalle dieselbe zeigen, bei denen gar keine Schichtung außer der umhüllenden krystallinischen Schale vorkommt. Auf Spannungen die Doppelbrechung zurückzuführen, liegt kein Grund vor, da das Vorhandensein derselben zwar möglich ist, doch nicht unbedingt gefordert wird.

Die mikroskopische Untersuchung ergiebt dagegen das thatsächliche Vorhandensein einer regelmäßigen Anordnung der Elemente, sodaß also der Annahme dieser letzteren als Ursache der Polarisationserscheinungen nichts im Wege steht.

Obgleich man bei den Stärkekörnern eine ähnliche Struktur nicht mikroskopisch nachweisen kann, so wäre dieselbe der optischen Eigenschaften wegen denkbar und Schimper ist geneigt, einen Aufbau der Stärkekörner aus radialen Fasern anzunehmen. Diese Ansicht hat ihre Berechtigung in sich. Ich glaube aber nicht, daß die Beobachtungen an den Sphärokrystallen ohne weiteres als Stütze herbeigezogen werden dürfen, denn Sphärokrystalle und Stärkekörner sind bis jetzt noch verschiedene Dinge. Eine Möglichkeit, daß die Untersuchungen der Sphärokrystalle in einer oder der anderen Weise, wenn man erst in der Beobachtung der Stärkekörner selbst weiter fortgeschritten ist, nutzbar werden, ist nicht ausgeschlossen, namentlich deshalb, weil nicht nur anorganische Substanzen, sondern auch organische wie das Inulin und Glycoside diese Form annehmen.

Die Resultate der Beobachtungen über die Sphärokrystalle sind nochmals kurz zusammengefaßt folgende:

1) Die Sphärokrystalle wachsen nicht. (Der Tropfen ist noch kein Sphärokrystall.)
2) Demgemäß ist die Schichtenbildung kein Ausdruck einer Wachsthumserscheinung.
3) Die Schichtenbildung ist eine spätere wiederholte Krystallisation beim Erstarren der Sphärokrystalle.
4) Die Ursache der Schichtenbildung ist thatsächlich nicht festgestellt.
5) Die eigenthümliche Struktur der Sphärokrystalle ist außer jener Schichtung besonders bedingt durch die radiale Anordnung der Massentheilchen, welche die krystallinischen Schichten bilden.
6) Diese Anordnung ist die Ursache der Doppelbrechung.
7) Es giebt Übergänge von Sphärokrystallen zu wahren Drusen.
8) Für die Entstehung der Sphärokrystalle ist eine nachweisbare Bedingung ein schleimiges Medium, welches die Krystallisation hindert.
9) Die stoffliche Beschaffenheit der Sphärokrystalle ist eine ganz verschiedenartige.

Es ist im Vorstehenden noch eine Frage unberücksichtigt geblieben, nämlich die: Welche Bedeutung haben diese Ausscheidungen von Phosphaten? Daß es nicht bloß zufällige Inhaltsstoffe der Zelle sind, welche durch Alkohol ausgeschieden würden, liegt wohl auf der Hand. Vielmehr drängt alles zu der Annahme, daß die Phosphate irgend eine Aufgabe bei den Lebensvorgängen in der Zelle erfüllen. Es spricht schon hierfür die Häufigkeit der Erscheinung, andererseits unsere Überzeugung, daß Calcium, Magnesium und Phosphorsäure eine wichtige Rolle beim Stoffwechsel spielen, wenn wir auch noch über diese Rolle ganz im Unklaren sind. Es ließen sich ja mit Leichtigkeit allerlei Hypothesen über die Bedeutung der Calcium- und Magnesiumphosphate aufstellen, allein ich verzichte hierauf und begnüge mich damit, die Allgemeinheit der Phosphate in lebenden Pflanzenzellen nachgewiesen zu haben. Die Aschenanalyse, durch welche schon lange das Vorhandensein von Phosphorsäure in den Pflanzen nachgewiesen ist, giebt keinen Aufschluß darüber, in welcher Form sich dieselbe in der Zelle findet. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß die Phosphorsäure überhaupt in den Pflanzen nur in der Form von phosphorsauren Salzen, namentlich des Ca und Mg vorhanden ist. Jedenfalls hoffe ich durch den Nachweis der Phosphate in der Zelle selbst einen kleinen Beitrag zur Kenntniß über die Mineralbestandtheile in der Pflanze geliefert zu haben.

VII.

Der Chlorophyllfarbstoff.

Von

Dr. Adolph Hansen.

Nachdem man die physiologische Bedeutung des Chlorophylls erkannt hatte, gingen neben der Erforschung des Assimilationsprozesses her Untersuchungen über den Farbstoff des Chlorophylls, welche, bis in die letzten Jahre fortgesetzt, im Gegensatz zu den erfolgreichen physiologischen Untersuchungen zu keinem nennenswerthen Resultat geführt haben.

Das ist vollkommen begreiflich, wenn man die Methode betrachtet, mit welcher man die Lösung der Frage in Angriff nahm. Alle Versuche, welche gemacht worden sind, um zu einiger Kenntniß über den Chlorophyllfarbstoff zu gelangen, wurden ausschließlich mit dem alkoholischen Extrakt grüner Blätter mit der sogenannten Chlorophylllösung angestellt. Diese Flüssigkeit zum Studium der Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes zu benutzen, kann durchaus nicht befriedigen, da sie wie bekannt eine höchst unreine Lösung des Farbstoffes darstellt. Das Studium beschränkte sich auf spektroskopische Untersuchung und Beobachtung von allerlei Farbenänderungen in dieser Lösung durch Reagentien, und daß solche Reaktionen, in einem Pflanzenextrakt von komplizirter und unbekannter Zusammensetzung angestellt, über die Eigenschaften eines Bestandtheiles, des Chlorophyllfarbstoffes, nichts aussagen können, liegt auf der Hand. Es liegt nicht in meiner Absicht, alle in dieser Art gemachten Versuche kritisch zu beleuchten, und übergehe ich dieselben deshalb. Leider hat diese umfangreiche Litteratur nicht nur keinen Nutzen, sondern vielmehr einen positiven Schaden angerichtet, denn sie verschuldete, daß die an exakte Methoden gewöhnten Chemiker, welche beim Studium eines Körpers zunächst denselben möglichst rein darzustellen suchen, durch derartige chemische Untersuchungen, wie sie die Litteratur über den Chlorophyllfarbstoff enthält, abgeschreckt wurden und mit dem Chlorophyllfarbstoff nichts zu schaffen haben wollten.

Im Jahre 1879 publizirte GAUTIER die Mittheilung in den Comptes rendus[1]), daß er den Chlorophyllfarbstoff rein dargestellt habe, und erregte damit wie begreiflich Aufsehen. Die Methode, welche GAUTIER angab, schien sehr einfach. Er behandelte ein alkoholisches Blätterextrakt, welches nebenbei bemerkt sehr unzweckmäßig durch Zerquetschen von Spinatblättern oder Kresse mit einem Zusatz von Natriumkarbonat und Aufnehmen des Breies mit Alkohol hergestellt war, mit Thierkohle. Diese nimmt nach GAUTIER allen Farbstoff auf und läßt Verunreinigungen in der Lösung. Nachdem der Thierkohle durch Waschen mit Alkohol ein gelber Farbstoff wieder entzogen war, wurde nach GAUTIER's Angabe durch Extraktion der Thierkohle mit Äther oder Petroläther eine dunkelgrüne Lösung erhalten, aus welcher der Chlorophyllfarbstoff auskrystallisirte. Ich habe kurz nach GAUTIER's Publikation den Versuch gemacht, auf die angegebene Weise den Chlorophyllfarbstoff darzustellen, ohne jeden Erfolg. Wenn man nämlich den Farbstoff des alkoholischen Blätterextrakts mit Thierkohle aufgenommen hat, so läßt sich derselben durch Äther kein grüner Farbstoff wieder entziehen. Es entspricht dies auch der Erwartung und den Anforderungen, welche der Chemiker an eine gute Thierkohle stellt. Aber selbst wenn GAUTIER's Versuch nach seiner Angabe verliefe, so kann derselbe dennoch nie zur Darstellung des Chlorophyllfarbstoffes führen. Es ist nicht möglich, den grünen Farbstoff einem alkoholischen Blätterextrakt so einfach zu entziehen, da derselbe nicht bloß von einem beigesellten gelben Pigment sondern vor Allem von Fett, an welches, wie es scheint, beide Farbstoffe fester gebunden sind, getrennt werden muß. Das Präparat, welches aus GAUTIER's Methode resultirte, war nun auch kein Chlorophyllfarbstoff, sondern mit der von HOPPE-SEILER fast gleichzeitig dargestellten, von ihm Chlorophyllan genannten Substanz identisch.

Nachdem ich mich in der Zwischenzeit bestrebt habe, mich über den Gegenstand nach allen Seiten zu unterrichten, habe ich im verflossenen Jahre den Versuch, zum Chlorophyllfarbstoff zu gelangen, wieder aufgenommen. Durch Beschaffung eines passenden und sorgfältig vorbereiteten Pflanzenmaterials und durch Benutzung einer zweckmäßigen Methode gelang es, den grünen Farbstoff des Chorophylls zu isoliren und seine wichtigsten Eigenschaften festzustellen. Im Folgenden theile ich meine Erfahrungen mit.

Das Pflanzenmaterial.

Eine der Ursachen, weshalb die Untersuchungen über den Chlorophyllfarbstoff bisher zu keinem erwünschten Resultat geführt haben, war die ungünstige Auswahl und mangelhafte Vorbereitung des Pflanzenmaterials. Ohne sorgfältige Überlegung der obwaltenden Verhältnisse wurden

1) GAUTIER, Sur la chlorophylle. Comptes rendus. 89. Bd. p. 861.

Blätter beliebiger Bäume und Sträucher zur Herstellung des alkoholischen Chlorophyllextraktes benutzt, wodurch man von vorn herein ein Ausgangsprodukt erhielt, welches notorisch mit einer Menge von Substanzen: Harzen, ätherischen Ölen, Gerbstoffen u. s. w. beladen war, deren Anwesenheit dem Zweck nur hinderlich sein konnte. Gewöhnlich übergoß man abgepflückte Blätter, ohne sie, wie man aus der Litteratur fast vermuthen möchte, selbst vom Staube zu reinigen, mit Alkohol, und im Handumdrehen war die sogenannte Chlorophylllösung fertig.

Ganz besonders habe ich es mir angelegen sein lassen, das Pflanzenmaterial mit aller Sorgfalt zu beschaffen und zu behandeln, denn selbstverständlich ist es die Basis der ganzen Untersuchung. Als Material eignen sich besonders die Gräser, weil ihnen schon Substanzen, welche man gern umgeht, wie Harze, Terpene, Gerbstoffe fehlen. Bekanntlich giebt es nach der Keimung ein Stadium, in welchem die junge Pflanze alle Reservestoffe aufgezehrt hat. Dies ist beim Weizen der Fall, wenn das vierte Blatt gebildet ist[1]). Die Pflanzen bestehen auf dieser Stufe fast nur aus Protoplasma, Chlorophyll und Zellstoff.

Ich habe ca. 6 qm Bodenfläche mit Weizen besäet und die Pflanzen nach Bildung des vierten Blattes geerntet. Es ergab sich aber, daß es immerhin für die Ausbeute an Chlorophyllfarbstoff besser ist, die Pflanzen etwas älter werden zu lassen, als zu jung zu ernten. Ein wesentlicher Punkt ist die Vorbereitung des geernteten Materials vor der Extraktion mit Alkohol, welche im Auskochen der Pflanzen mit Wasser besteht. Es ist schon früher das vorherige Auskochen der Pflanzentheile vor der Herstellung der alkoholischen Chlorophylllösungen empfohlen, und mehrere Autoren haben diesen Rath befolgt, aber das Verfahren immer mehr als eine nützliche, die spätere Extraktion beschleunigende Vorbereitung, wie als Nothwendigkeit betrachtet. Das Auskochen des Blättermaterials ist aber deshalb nothwendig, weil dadurch eine große Menge löslicher Substanzen beseitigt wird, die der Reindarstellung des Chlorophyllfarbstoffes im Wege stehen. Es ist bekannt, daß man durch Auskochen von Pflanzentheilen mit Wasser immer ein gelbes oder bräunliches Dekokt erhält, welches eingedampft ein braunes Extrakt hinterläßt. Diese Extraktivstoffe werden durch Kochen mit Wasser aus dem Pflanzenmaterial auf einfache Weise entfernt. Das Erhitzen mit Wasser muß zur Erreichung dieses Zweckes geregelt werden und darf daher nicht ohne Überwachung geschehen. Ich habe die Grasblätter je nach der Menge $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden gelinde mit Wasser gekocht und erhielt eine bräunlichgelb gefärbte Brühe. Das Dekokt enthält nicht etwa einen wahren Farbstoff, der dem Chlorophyll angehörte, sondern ist eine dünne Extraktlösung, die beim Eindampfen ein braunes Extrakt von den gewöhnlichen Eigenschaften der Pflanzenextrakte liefert. Die gelbe Lösung wird nach

1) Sachs, Keimungsgeschichten. Botan. Zeitung 1860.



dem Auskochen von den Pflanzen abgegossen und die letzteren mit Wasser so lange ausgewaschen, bis das Waschwasser vollständig klar abläuft. Die gut ausgepreßten Blätter trocknet man schnell bei niederer Temperatur und kann das Material direkt zur Bereitung alkoholischer Chlorophyllextrakte verwenden oder das trockene Material vor Licht geschützt für spätern Bedarf aufbewahren. So simpel diese Manipulationen sind, so dringend nöthig ist es, ihnen alle Sorgfalt zu widmen. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß durch Behandeln der Pflanzentheile mit Wasser von Siedetemperatur eine Veränderung des Chlorophyllfarbstoffes einträte. Die Pflanzentheile behalten ihre grüne Farbe und liefern nach dem Trocknen ein alkoholisches Extrakt von prächtig chlorophyllgrüner Farbe.

Daß weder durch das Kochen noch durch die später zu beschreibenden anderen Prozeduren der Chlorophyllfarbstoff zersetzt werde, geht ohne weiteres daraus hervor, daß das Produkt, welches ich schließlich erhalten habe und später beschreiben werde, ein Spektrum liefert, welches mit dem der lebenden Blätter übereinstimmt.

Auf die mitgetheilte Art gelangt man zu einem brauchbaren Material und dem entsprechend zu einer Chlorophylllösung, die sich von den bisher bereiteten schon durch eine ganz beträchtliche Reinheit unterscheidet. Durch Verwendung von getrocknetem Material ist man auch in den Stand gesetzt, thatsächlich eine alkoholische, mit Wasser nicht verdünnte Lösung des Farbstoffes herzustellen.

Die Extraktion und die Verseifungsmethode.

Es ist eine althergebrachte Praxis, den Chlorophyllfarbstoff mit Alkohol zu extrahiren. Auf diese Weise wurden von allen bisherigen Autoren Chlorophylllösungen hergestellt und Niemand hat daran Anstoß genommen. Neuerlich ist nun behauptet worden, daß schon durch die Alkoholextraktion der Farbstoff »oxydirt« werde, was völlig grundlos ist. Der Alkohol ist bekanntlich kein Oxydationsmittel, sondern oxydirt sich selbst schon durch den Sauerstoff der Luft. Außerdem aber spricht die Übereinstimmung des Spektrums lebender Blätter mit dem eines alkoholischen Blätterauszuges ebenfalls direkt gegen eine Veränderung bei der Extraktion.

Die Extraktion der Pflanzen mit 96%igem Alkohol wird in großen Kolben von 5—6 l Inhalt in einem dunkeln Raume vorgenommen, wie denn überhaupt alle Manipulationen mit dem grünen Farbstoff wegen seiner Lichtempfindlichkeit in einem verfinsterten Zimmer ausgeführt wurden. Ich habe gewöhnlich 15—20 l Chlorophyllextrakt aus ca. 450 g trockenem Material dargestellt und die Extraktion der großen Mengen Alkohols wegen bei gewöhnlicher Temperatur vorgenommen. Der Chlorophyllfarbstoff ist in Alkohol nicht sehr leicht löslich, weshalb bei einer einmaligen Extraktion des Materials nur ein Theil des Farbstoffes aufgenommen wird. Wenn

die Intensität der grünen alkoholischen Lösung nicht mehr zunimmt, gießt man ab und extrahirt den Weizen mit einer weiteren Menge Alkohols, um nach einigen Tagen eine ebenso dunkelgrüne Lösung zu erhalten wie das erste Mal. Die aus trocknem Material hergestellten alkoholischen Extrakte sind vollkommen klar und werden in großen Porzellanschalen etwa auf $^1/_8$ des Volumens abgedampft. Die konzentrirte Lösung wird nun zunächst verseift.

Kühne, dessen Untersuchungen gerade die verwickeltsten Gebiete der physiologischen Chemie aufgeklärt haben, hat in seiner Methode der Trennung der Farbstoffe einen Weg angegeben, dessen Verfolgung sich schon bei späteren Untersuchungen thierischer Farbstoffe sehr fruchtbar erwiesen hat [1]). Diese Methode zur Darstellung des Chlorophyllfarbstoffes anzuwenden, schien mir nach einigen Erfahrungen an Blüthenfarbstoffen angezeigt. Es gelang mir, durch Verseifung die an Fett gebundenen gelben Farbstoffe der Blüthen abzuscheiden und krystallisirt zu erhalten. Einige vorläufige Versuche mit dem Chlorophyllfarbstoff deuteten auf das Vorhandensein eines ähnlichen gelben, an Fett gebundenen Farbstoffes neben dem grünen in der Chlorophylllösung. Um über diesen Punkt ins Reine zu kommen, unterwarf ich die Chlorophylllösung der Verseifung mit Natronlauge, allerdings wegen der früheren Angaben über die ungemeine Zersetzlichkeit des Chlorophyllfarbstoffes voraussetzend, daß eine Trennung der beiden Farbstoffe des Chlorophyllkorns nur unter Zersetzung des grünen möglich sein würde. Diese Besorgniß wurde indeß durch das günstige Resultat der Kühne'schen Methode beseitigt.

Die Ausführung der Methode ist folgende. Die durch Eindampfen konzentrirten grünen Blätterauszüge werden mit Natronlauge in nicht zu großer Menge versetzt. Ein bestimmtes Mengenverhältniss läßt sich noch nicht angeben, da die Quantität des in der Lösung befindlichen Fettes nicht bekannt ist. Ich habe bei einem Zusatz von 40—50 ccm Natronlauge (1 NaOH auf 5 Wasser) zu $2^1/_2$ l (aus 16—20 l eingedampfter) Chlorophylllösung ein günstiges Resultat erhalten. Wenn die alkoholische Farblösung siedet, gießt man tropfend unter Umrühren die Natronlauge zu. Unter stetem Sieden wird der Alkohol verjagt, dann Wasser zugefügt und weiter erhitzt. Nach dem Verdampfen des größten Theiles Wasser nochmals Alkohol zugeführt und die Verseifung beendet. Der Alkohol wird vertrieben und der mit Wasser verdünnte Seifenleim mit einem Überschuß von Chlornatrium versetzt, um die Seife auszusalzen. In körniger Form scheidet sich die schwarzgrüne Seife ab. Sie wird im Scheidetrichter zunächst mit Petroläther ausgezogen. Der Petroläther nimmt sofort eine rein dunkelgelbe Farbe an, indem er den gelben Farbstoff allein aufnimmt. Dieser muß vollständig extrahirt werden, was durch fraktionirte Extraktion beschleunigt wird. Ich

1) Kühne, Beiträge zur Optochemie, Untersuchungen aus dem physiolog. Institute d. Univers. Heidelberg. Bd. IV, Heft 3 (1882).



habe gefunden, daß es sehr lange dauert und bedeutende Mengen Petroläther erfordert, ehe die letzten Spuren des gelben Farbstoffes entfernt sind. Es empfiehlt sich deshalb, nur so lange mit Petroläther auszuziehen, bis derselbe noch schwach gelblich gefärbt ist, wovon man sich durch Abfiltriren desselben überzeugen muß. Die letzten geringen Mengen des gelben Farbstoffes können dem grünen später entzogen werden, wenn man denselben in fester Form dargestellt hat.

Nachdem der gelbe Farbstoff der Seife durch Petroläther entzogen ist, wird dieselbe zunächst mit reinem Äther behandelt, der nur eine kleine Menge Farbstoff, dagegen besonders andere zu entfernende Substanzen aufnimmt.

Nachdem dieses erste Ätherquantum abgegossen, extrahirt man den grünen Farbstoff mit einer neuen Quantität Äther, dem einige Kubikcentimeter Alkohol zugefügt sind. Der Farbstoff wird von dieser Mischung leicht der Seife entzogen.

Auf diese Weise sind die beiden Farbstoffe, welche sich in Verbindung mit Fett in den Chlorophyllkörnern finden, von einander getrennt. Man hat den gelben Farbstoff in Petroläther gelöst, den grünen in ätherischer Lösung.

Es versteht sich von selbst, daß ich die acceptirte Methode der Kritik unterwarf.[1] Die höchst unexakten Versuche, welche bisher mit dem Chlorophyllfarbstoff angestellt wurden, haben die Meinung verbreitet, daß bei Behandlung desselben mit jedem Reagens eine tiefgreifende Zersetzung eintreten müsse. Begründet war diese Meinung durchaus nicht, denn es hatte Niemand in exakter Weise den Einfluß von Reagentien auf den grünen Farbstoff studiren können. Alle Schlüsse auf sein Verhalten gegen Säuren und Alkalien beziehen sich auf Versuche mit der unreinen sogenannten Chlorophylllösung, von der sich der reine Farbstoff ebenso verschieden verhält, wie jedes reine Präparat von einem unreinen. Das Verhalten des grünen Farbstoffes bei und nach der Verseifung läßt keinen Zweifel, daß er bei dieser Prozedur ganz intakt geblieben ist. Die Farbstofflösung behält bei der Verseifung ihre prächtig grüne Farbe und die blutrothe Fluoreszenz, und das Spektrum des ursprünglichen alkoholischen Weizenauszuges stimmt mit dem Spektrum des isolirten Farbstoffes überein, sodaß vor Allem die Thatsache vollkommen feststeht, daß durch die Verseifung keine Veränderung hervorgerufen wird.

Die beiden Farbstoffe können aus ihren Lösungen direkt in fester Form erhalten werden. Der gelbe Farbstoff krystallisirt in dunkelgelben Nadeln aus dem Petroläther oder kann nach dem Verdunsten desselben aus Alkohol krystallisirt werden[2].

1) Was TSCHIRCH über meine Methode berichtet, ist vollkommen unrichtig.

2) Durch Prof. SACHS erfahre ich gesprächsweise, daß MILLARDET ebenfalls einen gelben Farbstoff, welcher krystallisirt, auf mikroskopischem Wege in Blättern nachgewiesen hat und darüber nächstens eine Publikation herausgeben wird.



Den grünen Farbstoff habe ich aus der ätherischen Lösung, welche die Extraktion der Seife ergab, folgendermaßen gewonnen. Die dunkelgrüne ätherische Lösung wird filtrirt, man läßt 24 Stunden absetzen und filtrirt nochmals. Durch Verdunsten des Äthers gewinnt man den Farbstoff in fester Form. Hatte man noch kleine Mengen gelben Farbstoffes zurückgelassen, so können diese jetzt durch Waschen mit Petroläther entzogen werden. Zu den gewöhnlichen Reaktionen läßt sich der so gewonnene Farbstoff ohne weiteres benutzen. Er ist aber für das weitere Studium noch zu reinigen. Der extrahirende Äther hat aus dem Seifenleim Wasser und in diesem gelöste Stoffe mit aufgenommen. Man reinigt den Farbstoff durch wiederholtes Aufnehmen mit alkoholhaltigem Äther, wobei Kochsalz und Seifenreste in flockiger Form zurückbleiben. So gereinigt krystallisirt der grüne Farbstoff aus der eingeengten ätherischen Lösung in Sphärokrystallen, welche bei gekreuzten Nikols das bekannte Kreuz mit überraschendem Glanze und großer Schönheit zeigen. Zuweilen krystallisirt der Chlorophyllfarbstoff in mehr drusigen Aggregaten. Die Krystallisation läßt sich auf dem Objektträger mit einigen Tropfen konzentrirter ätherischer Lösung demonstriren. Beim Verdunsten des Äthers entstehen tausende von kleinen Sphärokrystallen. Haltbare Objekte lassen sich nicht gut herstellen, da der Farbstoff, welcher sehr löslich in Wasser ist, solches bei der Verdunstung des Äthers anzieht, wodurch, wenn auch die krystallinische Beschaffenheit noch erkennbar ist, die Schönheit der Objekte nach einiger Zeit verschwindet.

Um die Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes zu studiren, habe ich mir für diese vorläufige Untersuchung nicht die Zeit nehmen können, auf schönere Krystallisationen zu warten, sondern den Farbstoff durch Verdunsten des Äthers in amorphem Zustande hergestellt.

Die Ausbeute an Farbstoff betrug ca. 6—8 g, was ich besonders hervorhebe, da die frühere Litteratur sich dadurch auszeichnet, daß immer nur von ungewogenen und in der That unwägbaren Mengen die Rede ist. Es findet sich überhaupt in der früheren Litteratur über den Chlorophyllfarbstoff häufig die Angabe, derselbe sei in den Pflanzen in so minimaler Menge enthalten, daß schon aus diesem Grunde seine Isolirung sehr erschwert sei. Ich habe aus 450 g trockener Weizenblätter ca. 3—4 g festen Farbstoff hergestellt, also nahezu 1%. Demnach ist es vollkommen unrichtig, daß die Menge des Chlorophyllfarbstoffes in den Pflanzen eine unendlich geringe sei.

Der Farbstoff enthielt noch eine Quantität Asche, welche aus der Darstellungsmethode resultirte. Dieselbe bestand vorwiegend aus Kochsalz, welches nur durch häufiges Umkrystallisiren zu entfernen ist. Für derartige mit Verlust verbundene Reinigungen war die Farbstoffmenge, welche ich besaß, doch noch zu klein, ich habe deshalb den Farbstoff nicht vollständig von der Asche befreit. Da die Aschenmenge sich aber allmählich

vermindern ließ, so wird es später voraussichtlich gelingen, denselben von anhängendem Kochsalz vollständig zu befreien.

Ich gehe jetzt dazu über, die bis dahin beobachteten Eigenschaften der beiden Farbstoffe nacheinander mitzutheilen.

Das Chlorophyllgrün.[1])

Das Chlorophyllgrün ist in festem Zustande undurchsichtig und erscheint daher von schwarzgrüner Farbe. Es ist ein vollständig fester Körper, der beim Loslösen von der Glaswand der Krystallisirschalen in spröden Schuppen abspringt.[2]) Das Chlorophyllgrün besitzt einen eigenthümlichen schwachen angenehmen Geruch. Es schmilzt bei 229° unter theilweiser Zersetzung und verbrennt an der Luft erhitzt mit hell leuchtender Flamme. Das feste Chlorophyllgrün besitzt keine Fluoreszenz. Zur Feststellung dieser Thatsache habe ich Chlorophyllgrünlösung auf Glasplatten verdunsten lassen und durch einen Heliostaten beleuchtet. Es stellt sich sogleich heraus, daß nur der Chlorophyllgrün lösung die blutrothe Fluoreszenz zukommt. Wenn man nämlich die Glasplatte an einer Stelle mit Alkohol betropft, so tritt sofort die prachtvolle Fluoreszenz auf und die blutroth erscheinenden Tropfen der Lösung geben neben dem grünen festen Farbstoff die Überzeugung, daß das feste Chlorophyllgrün nicht fluoreszirt. Dagegen zeigt das krystallisirte Chlorophyllgrün unter dem Mikroskop bei eingesetztem Analyseur einen Farbenwechsel von grün in braunroth beim Drehen des Objektes, ist also dichroitisch.

1) In der Folge werde ich mich dieses kurzen Namens für den grünen Chlorophyllfarbstoff bedienen. Es ist in der Namengebung beim Chlorophyll einige Verwirrung eingerissen. Chlorophyll wurden nach den grundlegenden anatomischen Untersuchungen von MOHL (Verm. Schriften p. 349 und Botan. Zeitung 1855) und SACHS (Flora 1862 und 1863) die durch ihren grünen Farbstoff gefärbten Protoplasmakörnchen in assimilirenden Zellen genannt. Diese Bezeichnung war der aus dem physiologischen Verhalten erkannten Zusammengehörigkeit des Protoplasmakornes und des Farbstoffes angemessen. Wenn neuere Autoren z. B. WIESNER, SACHSSE u. a. angefangen haben, den grünen Farbstoff allein als »Chlorophyll« zu bezeichnen, so ist das ebenso unberechtigt, als wenn Jemand plötzlich den Blutfarbstoff als Blut bezeichnen wollte. Durch solche Willkürlichkeiten müssen die größten Verwirrungen entstehen. Wenn in physiologischen Handbüchern von der Stärkebildung im Chlorophyll geredet, in chemischen Abhandlungen der isolirte Farbstoff »Chlorophyll« genannt wird, so muß ein Leser dieser letzteren unabwendbar zu der falschen Ansicht gelangen, die Stärke entstehe aus dem Chlorophyllfarbstoff. Aus diesem Grunde scheint es mir zweckmäßig, wenn auch philologisch vielleicht etwas freisinnig, wenn man für den Farbstoff den bequemen Namen Chlorophyllgrün annimmt, während das Organ der Kohlensäurezersetzung den alten Namen Chlorophyll behält. Ein Zweifel, ob das Chlorophyllkorn oder der von diesem getrennte Farbstoff gemeint sei, ist dann nicht mehr möglich.

2) Diese Eigenschaften unterscheiden das Chlorophyllgrün von »schwarzgrünen Tropfen, die bisher zum Krystallisiren nicht zu bringen waren«, welche TSCHIRCH erhalten hat und für reinen Chlorophyllfarbstoff ausgiebt.



Löslichkeit des Chlorophyllgrüns.

Ganz besonders überrascht wurde ich durch die Eigenschaft des Chlorophyllgrüns, sich mit Leichtigkeit in Wasser mit schön chlorophyllgrüner Farbe zu lösen. Die wässrige Lösung besitzt die starke blutrothe Fluoreszenz, welche schon lange als dem Chlorophyllfarbstoff eigenthümlich bekannt ist. Mit allen bisherigen Angaben, welche über den Chlorophyllfarbstoff gemacht worden sind, und mit den Vorstellungen, welche man sich über seine Eigenschaften gebildet, steht diese Löslichkeit in Wasser in solchem Contrast, daß sie gewiß verdient, besonders hervorgehoben zu werden. Bekanntlich läßt sich der Chlorophyllfarbstoff aus Blättern nicht durch Wasser extrahiren und zwar deshalb nicht, weil derselbe, wie ich aus meinen Untersuchungen schließen muß, im lebendigen Chlorophyll an Fett gebunden vorkommt. Dennoch rechtfertigt diese Thatsache noch gar nicht die allgemeine Annahme, daß auch der isolirte Farbstoff in Wasser unlöslich sei. Eine gründlichere Beschäftigung mit dem gewöhnlichen alkoholischen Blätterextrakt hätte sogar schon auf die Löslichkeit des reinen Farbstoffs in Wasser aufmerksam machen können. Wenn man die alkoholische sogenannte Chlorophylllösung mit Wasser verdünnt, so entsteht eine hellgrüne, etwas opalisirende Flüssigkeit, die aber doch noch eine durchsichtige Lösung ist. Das deutet schon auf eine Löslichkeit des grünen Farbstoffes in Wasser hin, denn wäre dieser in Wasser vollständig unlöslich, so würde eine deutliche Fällung eintreten. Die Opaleszenz entsteht bei diesem Versuch durch die Fällung des gelösten Fettes, mit dem auch zugleich der gelbe, in Wasser unlösliche Farbstoff ausgefällt wird. Die Erscheinung, welche beim Verdünnen einer gewöhnlichen Chlorophylllösung mit Wasser eintritt, ist also eine Emulsionsbildung, und nicht, wie man aus dem Farbenwechsel und namentlich aus dem Verschwinden der Fluoreszenz geschlossen hat, eine Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes durch Wasser. Dies wird durch das Verhalten des reinen, vom Fett getrennten Chlorophyllgrüns bestätigt, dessen alkoholische Lösung man beliebig mit Wasser verdünnen kann, ohne daß eine Opaleszenz eintritt.

Dampft man eine gewöhnliche Chlorophylllösung ein, so erhält man einen dunkelgrünen fettigen Rückstand, — unreinen Chlorophyllfarbstoff. Behandelt man diesen mit Wasser, so löst dasselbe eine beträchtliche Menge des unreinen Farbstoffes auf. Man erhält aber nach dem Filtriren keine klare grüne wässrige Lösung, sondern eine trübe Flüssigkeit, was eben wieder dadurch bedingt ist, daß das Chlorophyllgrün noch mit dem Fett verbunden ist. Keiner dieser Versuche deutet also auf eine vollständige Unlöslichkeit des Chlorophyllgrüns in Wasser, vielmehr auf das Gegentheil, es hat aber Niemand diese Frage bisher aufgeworfen, sondern, gewöhnt nur mit dem alkoholischen Blätterextrakt zu arbeiten, setzte man die Unlöslichkeit des Chlorophyllgrüns in Wasser einfach voraus.

Das reine Chlorophyllgrün bildet nun mit Wasser eine vollständig klare, schön grüne Lösung, deren Reaktion neutral ist. Durch verschiedene Reagentien wird das Chlorophyllgrün aus der wässerigen Lösung gefällt und mögen diese Fällungen zur Charakterisirung des Stoffes dienen. Das Chlorophyllgrün ist fällbar durch Alaun und Kupfersulfat (nach ca. 12 Stunden), fällbar durch neutrales essigsaures Blei und Eisenchlorid. Durch Sublimat, Gerbsäure und Kochsalz wird es unvollständig gefällt.

Außer in Wasser löst sich Chlorophyllgrün in vielen anderen Lösungsmitteln, wie vorauszusehen, besonders in solchen Medien, durch die auch der Farbstoff unmittelbar aus den Blättern extrahirt wird. Der völlig trockene Farbstoff löst sich schwer in reinem Äther und absolutem Alkohol, dagegen leichter in beiden in feuchtem Zustande. Ziemlich leicht löst er sich in alkoholhaltigem Äther und wasserhaltigem Alkohol, sowie in Chloroform. Es sind also auch hier Unterschiede im Verhalten zwischen reinem und unreinem Farbstoff vorhanden, ein weiterer Beweis, daß alle Versuche mit letzterem zu keinem Resultat führen können. Mit einer der genannten Lösungen kann man sich übrigens überzeugen, daß eine vollständige Trennung vom Fett durch die Verseifung stattgefunden hat, da auf Papier weder ein vorübergehender noch bleibender Fettfleck entsteht. Bemerkenswerth ist, daß einer wässerigen Lösung des Chlorophyllgrüns der Farbstoff durch Schütteln mit Äther nicht entzogen werden kann. Alle Lösungen des Chlorophyllgrüns in den ebengenannten flüchtigen Medien besitzen Fluoreszenz, die ätherische und Chloroformlösung mehr eine braunrothe, die alkoholische die prächtig blutrothe, welche man schon an gewöhnlichen Blätterextrakten beobachtet. Die alkoholische Lösung des Chlorophyllgrüns ist dichroitisch. In der Wärme löst sich reines Chlorophyllgrün in fetten Ölen (Olivenöl) und dies Verhalten stimmt ja überein mit dem Verhalten grüner Pflanzentheile gegen fette Öle. Wie bekannt, wird das dunkelgrün gefärbte Oleum Hyoscyami, Ol. Chamomillae u. s. w. der Apotheken durch einfaches Erwärmen der betreffenden Pflanzen mit fettem Öle hergestellt. Schwer löslich ist das Chlorophyllgrün in Essigäther, unlöslich in Petroläther und Schwefelkohlenstoff.

Das Verhalten des Chlorophyllgrüns gegen die aufgeführten Lösungsmittel muß unbedingt das Interesse auf sich ziehen. Aus dem einerseits bemerkbaren, aber mit Berücksichtigung der jeweiligen Verhältnisse selbstverständlichen verschiedenen Verhalten des reinen Chlorophyllgrüns gegenüber dem unreinen Chlorophyllfarbstoffe der bisherigen Litteratur, sowie aus der andererseits unverkennbaren Ähnlichkeit geht eben unzweifelhaft hervor, daß die Substanz, welche ich in Händen habe, reines Chlorophyllgrün ist.

Verhalten des Chlorophyllgrüns gegen stärkere Reagentien.

Das Verhalten des Chlorophyllgrüns zu energisch wirkenden Reagentien ist ganz besonders dazu angethan, die herrschende Meinung zu ändern, daß der Chlorophyllfarbstoff eine ganz eminent zersetzliche Substanz sei. Diese Ansicht, durch die Angaben der bisherigen Litteratur verbreitet, hat leider dazu beigetragen, auch ernstere Forscher von der Anwendung einer exakten chemischen Methode zur Darstellung des Chlorophyllgrüns abzuhalten.

Ich war einigermaßen überrascht, daß sich das Chlorophyllgrün mit prächtig grüner Farbe in konzentrirter Schwefelsäure löst, die erst nach längerer Zeit braun wird, ein Beweis, daß eine momentane tiefgreifende Zersetzung nicht eintritt. Ebenso entsteht durch Salzsäure eine spangrüne, beständige Lösung, ein Umwandlungsprodukt des Chlorophyllgrüns. (Dasselbe geht nicht in Äther über.) In Essigsäure löst sich das Chlorophyllgrün schwer, aber mit ähnlicher Farbe wie in Salzsäure, doch zeichnet sich die essigsaure Lösung durch starke Fluoreszenz aus.

Die gewöhnliche unreine Chlorophylllösung der Autoren verhält sich, wie bekannt, gegen Säuren ganz anders. Durch verschiedene Säuren wird das gewöhnliche Chlorophyllextrakt mißfarbig und nimmt einen olivenfarbigen Ton an. Daraus schlossen die Autoren auf die Bildung eines braunen Umwandlungsproduktes des Chlorophyllgrüns, welches man mit dem Namen »Chlorophyllan« belegte und welches mit dem von Hoppe-Seiler auf andere Weise dargestellten Chlorophyllan identisch sein sollte. Ich habe schon früher Zweifel über die Berechtigung dieser Ansichten ausgesprochen und unterstütze diese Zweifel nun durch die mitgetheilten Thatsachen. Wenn durch Salzsäure ein braunes Umwandlungsprodukt, das »Chlorophyllan« entstünde, so müßte sich dasselbe natürlich viel besser und reiner als aus der gewöhnlichen Chlorophylllösung aus dem reinen Chlorophyllgrün darstellen lassen, wie gesagt, entsteht aber durch Behandlung von reinem Chlorophyllgrün mit Salzsäure eine rein spangrüne Lösung, ein Beweis, daß das unbekannte Produkt, welches die Autoren aus ihrer unreinen Chlorophylllösung durch Säuren erhielten, kein Umwandlungsprodukt des Chlorophyllfarbstoffes, sondern ein Gemenge unbekannter Zersetzungsprodukte ist, welches sich aus dem komplizirten alkoholischen Pflanzenextrakt durch Säureeinwirkung bildet.

Übrigens muß, mit Berücksichtigung meiner Untersuchungen über das Chlorophyllgrün auch das Hoppe-Seiler'sche Chlorophyllan als eine sehr zweifelhafte Substanz erscheinen.

Hoppe-Seiler stellte sein Chlorophyllan in folgender Weise dar.[1]) Grasblätter wurden ohne weitere Vorbereitung 3—4 mal mit Äther extrahirt,

---

1) Hoppe-Seiler, Über das Chlorophyll der Pflanzen. Zeitschrift für physiologische Chemie. Bd. III, 1879, p. 339.



um die Spuren von Wachs, welches die Blätter überzieht, zu entfernen. Die Blätter wurden dann mit absolutem Alkohol ausgezogen, das Extrakt abgedampft und nach Waschen mit kaltem Wasser in Äther gelöst. Diese ätherische Lösung, welche von einem direkt aus Grasblättern dargestellten ätherischen Chlorophyllextrakt nicht sehr verschieden sein dürfte, stellte HOPPE-SEILER in lose bedecktem Glase zur Verdunstung hin. Er erhielt nach Verdampfung des größten Theiles Äther körnige Krystalle, die im durchfallenden Lichte braun, im auffallenden dunkelgrün gefärbt waren. Sie wurden dann durch Umkrystallisiren noch gereinigt. Wenn HOPPE-SEILER diese »Chlorophyllan« genannte Substanz in sehr nahe Beziehung zum grünen Farbstoff der Pflanzen setzt, so kann ich dem auf Grund meiner Untersuchungen nur insofern beistimmen, als wohl auch Umwandlungsprodukte des Chlorophyllgrüns in demselben vorhanden sind. Auf die von HOPPE-SEILER angegebene Weise lassen sich aber weder das Chlorophyllgrün selbst, noch auch Umwandlungsprodukte desselben in irgend einer kontrollirbaren Form darstellen. Vielmehr wird man stets vorwiegend Gemenge unbekannter Substanzen erhalten. Wenn nun gar der Versuch gemacht ist, erst ein alkoholisches Chlorophyllextrakt mit Salzsäure zu zersetzen, um aus dem braunen Produkt, welches entsteht, reines Chlorophyllgrün darzustellen, so muß dieser Weg ebenso absonderlich wie ziellos erscheinen, was sich auch schon bestätigt hat.

Noch einige andere Reaktionen des Chlorophyllgrüns sind außer den genannten hier anzuschließen.

Salpersäure löst dasselbe mit hellrother Farbe, die Lösung wird nach einiger Zeit vollständig entfärbt. Das rothe Oxydationsprodukt lässt sich aber gleich nach seiner Bildung mit Äther ausschütteln und bildet in diesem eine chamoisfarbige, roth fluoreszirende Lösung.

Durch naszirenden Wasserstoff wird die Chlorophyllgrünlösung vollständig entfärbt. Schwefelwasserstoff führt eine Zersetzung herbei, ohne daß eine völlige Entfärbung eintritt.

Gegen alkalische Reagentien verhält sich das Chlorophyllgrün verschieden. Es löst sich schwer in Natronlauge, bildet dagegen in Ammoniak eine schön dunkelgrüne beständige Lösung mit sehr starker Fluoreszenz.

Freies Chlor entfärbt kleine Quantitäten wässeriger Chlorophyllgrünlösung momentan. Beim Einleiten von Chlor in eine größere Menge gelösten Farbstoffes wird die grüne Lösung mißfarbig, bräunlich, gelb und endlich farblos. Dabei ist ein gelblichweißer Niederschlag entstanden, welcher nach dem Abfiltriren und Auswaschen als eine gelbbraune harzige Substanz erscheint, die in Wasser und Alkohol unlöslich ist, sich aber mit bräunlichgelber Farbe in Äther löst. Nach dem Verdunsten des Äthers resultirt ein amorpher, durchsichtiger, braungelber Körper, welcher chlorhaltig ist.

Das Chlorophyllgrün reduzirt sehr stark alkalische Silberlösung unter Bildung eines deutlichen Silberspiegels. Daß diese Reaktion nicht durch

beigemengte Kohlehydrate hervorgerufen wird, deren Gegenwart übrigens von vorn herein nicht annehmbar ist, wird durch das Ausbleiben der KNAPP'-schen Reaktion bewiesen.

Lichtempfindlichkeit des Chlorophyllgrüns.

Bekanntlich wird eine gewöhnliche alkoholische Chlorophylllösung, einige Zeit dem Lichte ausgesetzt, mißfarbig und nach dem Verschwinden der grünen Farbe resultirt eine schmutzig braune Flüssigkeit, die nun keine weiteren Farbenänderungen erleidet. Diese Flüssigkeit wird in der Litteratur »modifizirtes Chlorophyll« genannt und auch über dieses modifizirte Chlorophyll sind lange Abhandlungen publizirt worden, welche zur Kenntniß des Chlorophyllfarbstoffes nichts beigetragen haben. Derartige Entfärbungsexperimente mit der unreinen Farbstofflösung haben ja auch keinen besonderen Sinn. Man weiß ja nicht einmal, ob die Entfärbung einer unreinen Chlorophylllösung am Lichte eine bloße Lichtwirkung ist. Bekanntlich wird die gewöhnliche Chlorophylllösung durch Säuren mißfarbig. Da nun durch Ranzigwerden der Fette, die sich in der gewöhnlichen Chlorophylllösung befinden, Säuren frei werden, so wird ein alkoholisches Blätterextrakt auch ohne Lichteinfluß alterirt werden, wovon man sich überzeugen kann, wenn man einen alkoholischen Blätterauszug etwa ein Jahr lang im Finstern aufbewahrt. Er hat dann seine schön grüne Farbe zum Theil eingebüßt. Es wurden auch vielfach darüber Versuche angestellt, ob bei der Entfärbung oder besser gesagt Verfärbung der unreinen Chlorophylllösung am Licht der Sauerstoff der Luft eine Rolle spiele. Ich habe einen solchen Versuch nochmals angestellt. Ein mit alkoholischem Blätterextrakt gefüllter Kolben, dessen Hals in eine Spitze ausgezogen, wurde nach längerem Sieden der Lösung zugeschmolzen und neben einem offenen Kölbchen mit Chlorophylltinktur, welche häufig mit Luft geschüttelt wurde, ans Licht gestellt. Es war keine nennenswerthe Differenz in der Zeit bis zur Verfärbung beider Lösungen wahrzunehmen. Im übrigen können Versuche, die mit der unreinen Chlorophylllösung über die Lichtempfindlichkeit des Chlorophyllgrüns angestellt werden, ebenso wenig zu einem klaren Urtheil führen als in Bezug auf andere Eigenschaften.

Aus meinen Versuchen über die Lichtempfindlichkeit des Chlorophyllgrüns geht hervor, daß es selbst bei diesem zu keinem klaren Einblick in die Verhältnisse führt, wenn man ausschließlich die Lichtempfindlichkeit einer alkoholischen Lösung studirt. Das Chlorophyllgrün ist zwar ganz allgemein gegen Licht sehr empfindlich, verhält sich in verschiedenen Lösungsmitteln aber ganz verschieden am Licht.

Ich habe die Versuche in der Weise angestellt, daß dünnwandige Glasfläschchen mit ebenen Wänden von gleicher Größe, mit Lösungen von annähernd gleicher, durch die Intensität der Farbe geschätzter Konzentration

dem Licht ausgesetzt wurden. Als Lösungsmittel für das Chlorophyllgrün wurden angewendet.

Wasser,
Alkohol,
Äther,
Chloroform.

Sehr empfindlich ist das Chlorophyllgrün in wässeriger Lösung. Es genügt diffuses Tageslicht, z. B. die dämmerige Beleuchtung eines winterlichen Schneehimmels, um schon nach einer Stunde das Verbleichen der Chlorophyllgrünlösung herbeizuführen. In 4—5 Stunden ist die wässerige Lösung entfärbt.

Die Chloroformlösung ist ebenfalls sehr empfindlich gegen schwaches Licht; im Sonnenlicht wird sie nach 5—6 Stunden entfärbt.

Die ätherische Lösung ist beständiger und wird bei schwacher Beleuchtung erst nach Wochen entfärbt. Am haltbarsten ist die alkoholische Lösung, die noch länger gegen die Lichtwirkung sich erhält.

Bei diesen Bleichversuchen am Licht entstehen aus den Lösungen des reinen Chlorophyllgrüns keine mißfarbigen braunen Endprodukte, wie dies bei der gewöhnlichen unreinen Chlorophylllösung der Fall ist, sondern die Lösungen des Chlorophyllgrüns werden im Licht vollständig farblos.

Analysen.

Das Chlorophyllgrün enthält außer Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff auch Stickstoff, ist dagegen ein schwefelfreier Körper. Außer Eisen enthält es keine Aschenbestandtheile[1].

Die Elementaranalysen lieferten folgende Zahlen:

I.

0,2159 g Substanz (10,76% Asche)

gaben bei der Verbrennung:

0,4775 g CO_2 = 60,03% C

und 0,1969 g H_2O = 9,49% H

Stickstoffbestimmung.

0,2918 g Substanz im Kohlensäurestrom mit Kupferoxyd verbrannt gaben:

10,8 ccm N = 0,01336 g N = 4, 58% N.

1) Die Asche, welche ich erhielt, war, wie schon erwähnt, aus der Darstellung haftengeblieben und bestand aus bei der Einäscherung entstandenem kohlensauren Natron und Kochsalz.



II.

0,2647 g Substanz (10,76% Asche) gaben bei der Verbrennung:

$$0{,}5885 \text{ g } CO_2 = 60{,}63\% \; C$$
$$0{,}2205 \text{ g } H_2O = 9{,}25\% \; H$$

Stickstoffbestimmung.

0,1911 g Substanz gaben bei der Verbrennung:

$$7{,}7 \text{ ccm } N = 0{,}009509 \text{ g } N = 4{,}96\% \; N.$$

Gefunden

	I	II
C	60,03%	60,63%
H	9,49%	9,25%
O	15,14%	14,40%
N	4,58%	4,96%
Asche	10,76%	10,76%
	100,00	100,00

Berechnet für aschenfreie Substanz.

	I	II
C	67,26%	67,94%
H	10,63%	10,36%
O	16,97%	16,12%
N	5,12%	5,55%
	99,98	99,97

Da die Substanz Alkali enthält, so entsteht durch die Bildung von Karbonat bei der Verbrennung ein Fehler in der Kohlenstoffbestimmung. Betrachtet man die gesammte Asche als reines wasserfreies Natriumkarbonat, so würde sich für den Kohlenstoff ein Verlust von 1% ergeben, welches zu der gefundenen Menge zu addiren wäre.

Ich betrachte diese Analysen trotz aller darauf verwendeten Sorgfalt nur als vorläufige und würde die Publikation von Analysen noch verschoben haben, wenn nicht der Druck dieses Heftes, in dem ich diese Arbeit noch zu publiziren wünschte, mich veranlaßt hätte, diese Notizen mit zu veröffentlichen. Selbst wenn ich also die analytischen Resultate, wie vorauszusehen, später etwas ändern müsste, so erhält man wenigstens vorläufig eine ungefähre Vorstellung von der Zusammensetzung des Chlorophyllgrüns. Eine Formel kann selbstverständlich noch nicht aufgestellt werden. Dazu fehlen auch noch quantitative Bestimmungen des Eisens im Chlorophyllgrün. In Übereinstimmung mit den physiologischen Thatsachen über die Nothwendigkeit des Eisens für das Ergrünen der Pflanzen ist die sehr geringe Eisenmenge, welche ich bei der Einäscherung gefunden habe, wohl als dem Chlorophyllgrün angehörig zu betrachten, da alle bei der Verseifung verwendeten Reagentien absolut eisenfrei waren. In der sauren Lösung der aus Chloro-

phyllgrün dargestellten Asche entstand durch Rhodankalium immer eine Rothfärbung, die allerdings nur eine schwache zu nennen war.

Es schien mir angezeigt, die früheren Analysen von Mulder und Pfaundler mit den meinigen zu vergleichen. Diese hatten zwar kein Chlorophyllgrün analysirt, sondern das von Berzelius[1]) dargestellte »Chlorophyll«. Berzelius hatte den Rückstand eines alkoholischen Blätterauszuges in konzentrirter Salzsäure gelöst und nach nochmaligem Lösen in Kalilauge mit Essigsäure wieder ausgefällt. Nach dem Trocknen erhielt Berzelius ein grasgrünes bei 200° noch nicht schmelzendes Pulver, unlöslich in Wasser, löslich in Alkohol, Äther, flüchtigen und fetten Ölen, konzentrirter Schwefelsäure und Salzsäure. Selbstverständlich konnte das nicht der reine Farbstoff sein, ist aber immerhin eine Substanz, die zum Chlorophyllgrün in Beziehung steht, weshalb ich bei dem Mangel an analytischen Daten Mulder's und Pfaundler's Angaben mit anführe:

	Mulder[2])	Pfaundler[2])
C	55,51%	60,85%
H	4,83%	6,35%
N	6,68%	———
O	32,99%	32,80%.

Pfaundler hat keinen Stickstoff gefunden, was im Gegensatz zu Mulder's Angaben nicht erklärlich ist. Die hohen Zahlen für den Sauerstoff des Produktes sind auffallend. Die Asche, die das Präparat nach Pfaundler's Angabe enthielt, war eisenhaltig. Mulder stellte nach seiner Analyse für das Berzelius'sche Chlorophyll die Formel $C_9\ H_9\ NO_4$ auf.

Das Chlorophyllgelb.

Der gelbe Farbstoff, welcher sich aus der Seife durch Petroläther ausziehen läßt, macht nur einen geringen Prozentsatz des Chlorophyllgrüns aus. Man täuscht sich anfangs bei der Darstellung über seine Quantität, da er eine ungemeine färbende Kraft besitzt. Die dunkelgelben Lösungen enthalten aber nur sehr wenig Substanz. Die Menge des gelben Farbstoffes mag ca 1% des grünen betragen, was übrigens nur eine Schätzung ist.

Aus Petroläther krystallisirt das Chlorophyllgelb in dunkelgelben Nadeln. Es ist löslich in Alkohol, Äther, Chloroform und Petroläther. Die Lösungen des Chlorophyllgelbs zeigen keine Fluoreszenz. Neuere Angaben über die Fluoreszenz der gelben Pflanzenfarbstoffe beruhen auf Irrthümern. Konzentrirte Lösungen des Chlorophyllgelbs sind madeirafarbig, verdünnte

1) Berzelius, Untersuchung des Blattgrüns. Annalen d. Pharmacie XXVIII (1838) p. 296.

2) Mulder, Annalen Ch. u. Pharm. 52, 421. Pfaundler, Annalen Ch. u. Pharm. 115, 89.

rein gelb. In Wasser ist das Chlorophyllgelb unlöslich und wird durch Wasser aus alkoholischer Lösung gefällt. Das Chlorophyllgelb zeigt die Reaktionen der Lipochrome[1]) und schließt sich in seinem ganzen Verhalten den namentlich bei den Thieren untersuchten Lipochromen an. Mit konzentrirter Schwefelsäure wird das Chlorophyllgelb blau, ebenso mit Salpetersäure, doch ist die Schwefelsäurefärbung reiner. Jod-Jodkalium färbt das Chlorophyllgelb grünblau. Die Reaktionen sind mit dem festen Farbstoff anzustellen, indem man eine Lösung in einer weißen Porzellanschale verdunstet und den Farbstoff mit den Reagentien betupft.

Mehrere Versuche mit der gewöhnlichen Chlorophylllösung hatten schon früher auf das Vorhandensein eines gelben Farbstoffes in derselben gedeutet. Darauf hin wurde von mehreren Autoren die sehr unklar ausgesprochene Idee geäußert, der grüne Chlorophyllfarbstoff bestehe aus einem blauen und einem gelben Farbstoff, welche zusammen grün gäben.

Fremy[2]) suchte zuerst diese Zusammensetzung des grünen Chlorophyllfarbstoffes aus einem blauen und einem gelben zu beweisen. Sein Versuch war folgender: Er vermischte eine ätherische Chlorophylllösung mit Salzsäure. Es bilden sich zwei Schichten, eine untere salzsaure blaugefärbte und darüber die gelbgefärbte Ätherschicht. Fremy nannte den blauen Farbstoff Phyllocyanin, den gelben Phylloxanthin.

Dieser Fremy'sche Versuch ist nun gar keine Spaltung des Chlorophyllgrüns in einen blauen und gelben Bestandtheil, sondern nur eine unvollkommene Trennung des in der gewöhnlichen Chlorophylllösung vorhandenen Chlorophyllgrüns vom Chlorophyllgelb, wobei, da Salzsäure in Anwendung kommt, das Chlorophyllgrün sich in das oben erwähnte blaue Salzsäureprodukt umwandelt. Daß durch die Fremy'sche Reaktion das Chlorophyllgrün selbst nicht in zwei Farbstoffe zerlegt wird, geht daraus hervor, daß diese Reaktion mit reinem Chlorophyllgrün nicht mehr gelingt. Versetzt man eine ätherische Lösung von reinem Chlorophyllgrün mit Salzsäure, so entsteht eine blaue untere Schicht, auf der aber nun eine farblose Ätherschicht oben aufschwimmt, da eben der gelbe Farbstoff nicht mehr gegenwärtig ist. Fremy hat seine Ansicht, daß der Chlorophyllfarbstoff aus zwei Farbstoffen bestehe, später auch wieder aufgegeben.

Kraus[3]) erhielt aber diese Ansicht aufrecht und wollte auf andere Weise das Chlorophyllgrün in einen blaugrünen und einen gelben Bestandtheil zerlegt haben. Er vermischte eine gewöhnliche, mit wässerigem Alkohol hergestellte Chlorophylllösung mit Benzol und erhielt ebenfalls zwei

1) Krukenberg. Zur Kenntniß der Verbreitung der Lipochrome im Thierreiche. Vergleichend-physiologische Untersuchungen. II. Reihe. 3. Abtheilung. 1882.

2) Fremy. Recherches sur la matière colorante verte des feuilles. Comptes rendus 50 (1860) p. 405 und 61, (1862) p. 180.

3) G. Kraus, Zur Kenntniß der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart 1872.



Schichten, eine untere alkoholische gelbe und eine obere blaugrüne Benzollösung. KRAUS bezeichnet die blaugrüne Lösung als Cyanophyll, die gelbe als Xanthophyll. Auch KRAUS' Versuch ist nun keine Zerlegung eines grünen Farbstoffes in zwei Komponenten, sondern ebenfalls eine unvollständige Trennung des Chlorophyllgrüns vom Chlorophyllgelb. Was KRAUS Cyanophyll nennt, ist nichts weiter als eine gewöhnliche Chlorophylllösung, der ein Theil des gelben Farbstoffes entzogen worden ist. Denn man kann aus dem »Cyanophyll« von neuem durch wässerigen Alkohol eine gelbe Schicht erhalten. Demnach ist das Spektrum, welches KRAUS' von seinem »Cyanophyll« giebt, nichts anderes als das Spektrum eines gewöhnlichen Blätterextraktes.

Das Thatsächliche ist in FREMY's und KRAUS' Experimenten vollkommen richtig, nur die Deutung, welche die Autoren den Versuchen gaben, zu verlassen. Die Auffassung ist heute so zu ändern, daß der Chlorophyllfarbstoff des lebenden Blattes nicht aus einem blauen und gelben Pigment zusammengesetzt ist, sondern daß zwei Farbstoffe, Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb, nebeneinander präexistiren, wahrscheinlich als Fettverbindungen, welche beide beim Extrahiren von Blättern mit Alkohol in diesen übergehen.

Läßt man die Deutung, welche FREMY und KRAUS ihren Versuchen gaben, außer Acht, so können beide Experimente recht wohl zur einfachen Demonstration des Vorhandenseins zweier Farbstoffe in einer gewöhnlichen Chlorophylllösung benutzt werden, wenn sie auch niemals als vollständige Trennungsmethoden dienen können. Ich habe gefunden, daß sich bei dem KRAUS'schen Versuche statt des Benzols viel besser Petroläther anwenden läßt. Man versetzt mit absolutem Alkohol hergestelltes Chlorophyllextrakt mit $^1/_3$—$^1/_2$ Volumen Wasser und fügt dem Gemisch das gleiche Volumen Petroläther zu. Nach dem Schütteln trennt sich die obere grüne Schicht leicht von der unteren gelben.

Spektroskopische Beobachtungen.

Mit dem Absorptionsspektrum der gewöhnlichen alkoholischen Chlorophylllösung, welches von BREWSTER entdeckt wurde, haben sich zahlreiche Beobachter seitdem beschäftigt. Da aber auf die Herstellung der Lösungen wenig Sorgfalt verwendet wurde, so stimmten die mannigfachen Angaben über das Spektrum nicht überein. Erst durch HAGENBACH's[1]) und KRAUS' Bemühungen wurde das Spektrum des alkoholischen Blätterauszuges festgestellt. Es enthält nach diesen Autoren 7 Absorptionsbänder, von denen 4 in der rothen, 3 in der blauen Spektralhälfte gelegen sind. Vom rothen Ende ausgehend sind die Absorptionen als Band I bis VII bezeichnet worden.

1) HAGENBACH, Untersuchungen über die optischen Eigenschaften des Blattgrüns. POGGENDORFF's Annalen 21 (1870) p. 245. — KRAUS l. c.



Was Kraus als Band VII aufführt, ist aber nur die Endabsorption, welche man nicht als Band zu bezeichnen pflegt, so daß aus Kraus' Beobachtungen sich eigentlich nur 6 Absorptionsbänder ergeben.

Um das Spektrum des Chlorophyllgrüns und Chlorophyllgelbs festzustellen, habe ich einen großen Spektralapparat benutzt, da es beim Arbeiten mit größeren Mengen Lösung unzweckmäßig erscheint, sich des für ganz andere Zwecke bestimmten Mikrospektralapparates zu bedienen, der nach Kraus' Vorgange von den Botanikern mit Vorliebe für die spektroskopische Untersuchung des Chlorophyllextrakts gebraucht wurde. Als Lichtquelle ist das Sonnenlicht nicht zu umgehen, da man bei gewöhnlichem Lampenlicht z. B. die Bänder des Chlorophyllgelbs nicht sehen kann. Das Sonnenlicht wurde durch einen Heliostaten auf den Collimator des Spektralapparates gelenkt. Zur Aufnahme der Lösungen diente ein Hermann'sches Hämoskop, welches in den Stand setzt, in schneller und beliebiger Folge Schichten von verschiedener Dicke zu beobachten.

Das Spektrum des Chlorophyllgrüns.[1]

Das Chlorophyllgrün besitzt nur Absorptionsbänder in der rothen Hälfte des Spektrums und zwar vier. Diese Bänder stimmen überein mit den Bändern I—IV der gewöhnlichen Chlorophylllösung und sind nur etwas gegen das blaue Ende des Spektrums hin verschoben. Dies erklärt sich durch die Trennung der Farbstoffe von Medien mit anderen Dispersionsverhältnissen. Bekanntlich zeigt schon das alkoholische Blätterextrakt eine solche Verschiebung der Bänder im Gegensatz zum Spektrum des lebenden Blattes.

Das Spektrum des Chlorophyllgelbs.

Dasselbe besitzt nur drei Bänder in der blauen Spektralhälfte, abgesehen von der Endabsorption dagegen keine Absorptionen im Roth. Demnach schließt sich also das Chlorophyllgelb auch in seinem Spektralverhalten den Lipochromen an, für welche, wie bekannt, zwei oder drei Bänder in der blauen Spektralregion charakteristisch sind. Mit dem Spektrum des Chlorophyllgelbs stimmt dasjenige des gelben Farbstoffes etiolirter Blätter, das Etiolin, vollkommen überein, auch dieses besitzt die nämlichen drei Bänder (ohne die Endabsorption). Alle Angaben, nach denen das Etiolin auch in der rothen Hälfte des Spektrums Absorptionsbänder haben und mit dem Chlorophyllspektrum übereinstimmen sollte, sind unrichtig. Damit werden denn die früheren richtigen Angaben über das Etiolinspektrum von Kraus, welche durch jene neueren angeblichen Entdeckungen berichtigt werden sollten, wieder in ihr Recht eingesetzt.

---

1) Die Spektrogramme, welche wegen Herausgabe des vorliegenden Heftes leider nicht mehr diesen Publikationen beigegeben werden konnten, werde ich später veröffentlichen.



Aus den spektroskopischen Beobachtungen des Chlorophyllgrüns und Chlorophyllgelbs erklärt sich nun erst das Zustandekommen des Spektrums der gewöhnlichen alkoholischen Blätterauszüge. Da in dieser Lösung Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb nebeneinander vertreten sind, so ist das Spektrum der gewöhnlichen Chlorophylllösung eine Kombination zweier Absorptionsspektren. Demnach finden sich in demselben die vier Bänder des Chlorophyllgrüns und die drei Bänder des Chlorophyllgelbs. KRAUS hat für die gewöhnliche Chlorophylltinktur, wie schon bemerkt, nur 6 Bänder angegeben, was aber erklärlich ist, da das dritte Lipochromband wegen der starken Endabsorption in der gewöhnlichen Chlorophylllösung nicht sichtbar ist, sondern erst an dem isolirten gelben Farbstoff hervortritt.

Das Spektrum der Lösungen von Chlorophyllgrün in konzentrirter Schwefelsäure und Salzsäure ist von dem Spektrum unveränderten Chlorophyllgrüns nicht so sehr verschieden, wie man erwarten möchte. Das erste dunkle Band behält seine Lage, während die andern Bänder Verschiebungen zeigen. Eine ähnliche Abweichung zeigt das Spektrum der salpetersauren Lösung. Die Spektra der Säureprodukte zeigen eine größere Übereinstimmung mit dem Spektrum der gewöhnlichen Chlorophylllösung, wie mit reinem Chlorophyllgrün.

So bestätigen es denn auch die spektroskopischen Beobachtungen, daß man es im Chlorophyllgrün mit dem isolirten Chlorophyllfarbstoff und nicht, wie voreiliger Weise schon behauptet worden ist, mit Zersetzungsprodukten desselben zu thun habe. Alle Thatsachen sind so schlagend, daß ich mich auf die von ganz unkompetenter Seite gemachten Einwände nicht einlassen kann.

Ich habe bei der Mittheilung meiner Resultate, welche ich hiermit abschließe, sehr wenig Gelegenheit gehabt, etwas von der umfangreichen Litteratur über den Chlorophyllfarbstoff zu erwähnen. Es liegt das ja in der Natur der Sache. Die bisherige Litteratur über diesen Gegenstand beschäftigte sich ausschließlich mit einer ganz unreinen Chlorophylllösung und ist nun, nachdem man das Chlorophyllgrün isoliren kann, veraltet, was durchaus kein Bedauern hervorrufen kann, wenn man genöthigt gewesen ist, sich mit dieser Litteratur eingehender zu beschäftigen. Es wäre ja wunderbar, wenn nicht trotzdem einige wenige Arbeiten aus dem Wust herauszuheben wären, welche ein bleibendes Interesse beanspruchen. So bleibt selbstverständlich BREWSTER's grundlegende Untersuchung über die optischen Eigenschaften des grünen Blattauszuges von hohem Werthe.[1]) Mit Recht bemerkt HAGENBACH, daß BREWSTER's Arbeit den Keim aller spätern optischen Untersuchungen enthält, denn, wie bekannt, hatte derselbe schon alle wichtigen optischen

1) BREWSTER: On the colours of natural bodies. Transactions of the R. Society of Edinburgh 1834, T. XII, p.538.



Eigenschaften der Chlorophylllösung, ihre Fluoreszenz, ihren Dichroismus, ihr Absorptionsspektrum bis auf ein paar von der Neuzeit gefundene Bänder entdeckt. Was die endliche Feststellung des Spektrums der Chlorophylllösungen anbetrifft, so ist auf HAGENBACH's und KRAUS' Abhandlungen hinzuweisen, und in der letztern findet sich auch eine kritische Zusammenstellung der früheren Litteratur, auf die ich um so lieber verweise, als neuere Zusammenfassungen doch nur aus KRAUS' Buch geschöpft haben.

Was nun die sogleich nach meiner ganz kurzen vorläufigen Mittheilung (Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1883) von TSCHIRCH gleich in duplo (Berichte der deutschen botan. Ges. B. I, Heft 11 u. d. deutschen chem. Ges. 1882, N. 16) publizirten ganz unbegründeten Einwendungen gegen meine Resultate anbetrifft, so will ich von den gegen mich gerichteten kritischen Bemerkungen hier absehen und nur den ersten Satz aus einer der Publikationen von TSCHIRCH hervorheben. Derselbe lautet: »Die bisher angewendeten Methoden, den grünen Farbstoff der Blätter, das Chlorophyll, rein darzustellen, führten, wie die spektroskopische Prüfung der erhaltenen Produkte lehrt, nicht zum Ziel.«

Da TSCHIRCH noch niemals reines Chlorophyllgrün in Händen hatte, so enthält sein Anfangssatz nichts als eine petitio principii. Die »schwarzgrünen nicht krystallisirenden Tropfen«, welche TSCHIRCH untersuchte, besaßen nach seinen eigenen Angaben (l. c.) alle Eigenschaften der gewöhnlichen Chlorophyllsauce.

VIII.

Über die Biegungselastizität von Pflanzentheilen.

Von

Dr. Emil Detlefsen,
Gymnasiallehrer zu Wismar.

I. Theil, mit 11 Holzschnitten.

Als feste Körper setzen die Pflanzentheile Form- und Größenänderungen jeder Art, die ihnen durch äußere Kräfte aufgenöthigt werden, einen mehr oder minder namhaften Widerstand entgegen und sie kehren, wenn die äußeren Kräfte aufhören zu wirken, mehr oder minder vollständig wieder in ihren früheren Zustand zurück, was man bekanntlich als ihre Elastizität bezeichnet und wohl von ihrer Festigkeit unterscheiden muß. Denn die Festigkeit ist der Widerstand gegen eine vollständige Aufhebung des inneren Zusammenhanges zwischen den Theilen eines Körpers. Leider ist dieser Unterschied von manchen Botanikern, die über das Verhalten von Pflanzentheilen gegen äußere Kräfte geschrieben haben, durchaus nicht immer beachtet worden. Man braucht z. B. den Ausdruck »Biegungsfestigkeit« nicht selten in dem Sinne von »Biegungselastizität«, was nicht gerade zur Erleichterung des Verständnisses beiträgt. Wenn Jemand das Bedürfnis fühlt, sich unbestimmt auszudrücken, sollte er dies doch auch äußerlich durch die Wahl seiner Worte kenntlich machen, denn man schreibt doch für Leser, die das Geschriebene verstehen wollen, nicht aber für solche, die gerade das bewundern, was sie nicht recht verstehen können.

Da die Erscheinungen der Festigkeit von Pflanzentheilen eine theoretische Behandlung nicht zulassen, werde ich auf deren Besprechung hier verzichten, und nur dasjenige, was über ihre Elastizität und zwar speziell ihre Biegungselastizität bekannt ist, resp. sich aus bekannten Thatsachen ohne weiteres ergiebt, zusammenstellen. Daß ich gerade den Erscheinungen der Biegungselastizität eine eingehendere Behandlung zu Theil werden ließ, ist darin begründet, daß unter allen Veränderungen, die in den oberirdischen Theilen der Landpflanzen durch äußere formändernde Kräfte hervorgerufen werden, Biegungen so hervorragend und so augenfällig sind, daß sie besonders von jeher die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gezogen

haben. Von mathematischen Deduktionen konnte dabei nicht völlig Abstand genommen werden, ich hielt es im Gegentheil gerade für wesentlich, überall, wo die Natur des Gegenstandes es erforderte, in möglichst einfacher und elementarer Weise auf den Zusammenhang zwischen den Größen, die sich aus den Beobachtungen ergeben, hinzuweisen. Damit daß man dem Leser bloß die Gleichungen vorführt, durch welche dieser Zusammenhang mathematisch ausgedrückt wird, kann man dies nicht erreichen. Wenigstens müßte man doch die Voraussetzungen, unter denen diese Gleichungen abgeleitet worden, genau angeben.

Die Veränderungen im Innern eines gebogenen Körpers können von dreierlei Art sein: 1) Dimensionsänderungen; 2) Verschiebungen; 3) Drehungen. Änderungen der ersten Art, Ausdehnung und Zusammendrückung, und durch sie hervorgerufene Zug- und Druckspannungen findet man in jedem gebogenen Körper. Fast immer sind sie von kleinen gegenseitigen Verschiebungen der Theilchen des gebogenen Körpers und dem entsprechenden Schubspannungen begleitet. Es läßt sich zwar für einen bestimmten biegenden Kräften ausgesetzten Körper von gegebenen Eigenschaften eine solche Anordnung und Verbindung seiner Elemente berechnen oder konstruiren, daß dabei Schubspannungen vollständig ausgeschlossen sind und also in einem solchen Körper nur noch Zug- und Druckspannungen wirken, aber ein derartiger Bau konnte bis jetzt in Pflanzentheilen noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Wohl aber sind überaus zahlreiche Fälle bekannt, in denen man, so lange es sich um geringe Biegungen handelt, die Spannungen der zweiten Art gegenüber den durch Dimensionsänderungen hervorgerufenen füglich vernachlässigen kann. Um die Aufgabe nicht unnöthig zu kompliziren, sehe ich ab von einer Behandlung der so überaus häufig mit den Biegungen verbundenen Drehungen und der daraus hervorgehenden Torsionsspannungen. Hoffentlich bin ich später einmal in der Lage, diesen Gegenstand in einer besondern Arbeit zu behandeln.

Verhalten der Zellmembranen bei der Dehnung [1], Elastizitätsmodulus.

Bekanntlich sind die Veränderungen, die ein Metallstück unter dem Einflusse äußerer Kräfte erleidet, fast unabhängig von der Dauer der Wirkung dieser Kräfte. Ein Stahldraht z. B., der am einen Ende belastet wird, während das andre fest eingespannt ist, verlängert sich so rasch und zeigt schon nach einer Sekunde nur noch so verschwindend kleine Längenänderungen, daß es gestattet ist, die eingetretene Veränderung als momentan

1) Vergl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. II. Aufl. p. 396 ff.

stattfindend zu betrachten, und daß man also die Längenänderung eines gedehnten Stahldrahtes bloß als abhängig von seinen Dimensionen, der Natur des Metalles und der Größe des Zuges, aber als unabhängig von der Dauer des letzteren ansehen kann. Ebenso werden nach der Entlastung die eingetretenen Verlängerungen fast momentan wieder ausgeglichen. Beides findet aber nur statt, wenn die Längenänderungen gering waren. In einem solchen Falle läßt sich für die Härte des elastischen Körpers, d. h. für die Größe des Widerstandes, den er einer Verlängerung entgegensetzt, ein einfacher arithmetischer Ausdruck finden. Wird nämlich eine vollkommen homogene elastische Stange, deren Querschnitt überall dieselbe Größe hat, durch einen in ihrer Längsrichtung wirkenden Zug ausgedehnt, dann besteht zwischen ihrer ursprünglichen Länge und der Größe ihrer Verlängerung dasselbe Verhältniß wie zwischen der Länge eines beliebigen Theiles der Stange und dessen Verlängerung, und dasselbe gilt natürlich auch für verschieden lange Stangen gleichen Querschnitts aus demselben Material, die dem Einfluß derselben dehnenden Kraft ausgesetzt werden.

Verlängert sich also eine Stange von 1 m Länge und 1 qmm Querschnitt, wenn sie einem Zuge von 1 kg ausgesetzt ist, um $\frac{1}{E}$ m, wo E gewöhnlich eine ziemlich große Zahl ist, so ist, wie leicht ersichtlich, für eine Stange von der Länge L, die aus demselben Material besteht, überall denselben Querschnitt hat und demselben Zuge ausgesetzt ist, die Verlängerung gleich $\frac{L}{E}$. Durch Versuche mit derselben Stange unter dem Einflusse verschiedener Belastungen, die aber immer so klein gewählt werden müssen, daß keine dauernden Veränderungen eintreten, überzeugt man sich leicht[1]), daß die Verlängerungen, welche dieselbe Stange unter dem Einflusse ungleicher Belastungen erfährt, der Größe dieser Belastungen proportional gesetzt werden können. Da aber eine homogene Stange von Q qmm Querschnitt sich gegen eine sie dehnende Kraft P gerade so verhält, wie ein System von Q Stangen, von denen jede 1 qmm Querschnitt hat, durch eine Kraft $\frac{P}{Q}$ gedehnt wird und die dem entsprechende Verlängerung erleidet, so ist also die Verlängerung V einer Stange aus demselben Material wie die oben zum Ausgangspunkt dieser Betrachtungen genommene unter den angegebenen Bedingungen

$$V = \frac{L}{E}\,\frac{P}{Q},$$

mithin

$$\frac{V}{L} = \frac{1}{E}\,\frac{P}{Q}, \text{ oder } \frac{V}{L}\,E = \frac{P}{Q}.$$

Es ist also zwischen der spezifischen[2]) Verlängerung $\frac{V}{L}$ und der spezi-

1) Vergl. Wertheim, »Untersuchungen über die Elastizität«. Poggendorff's Annalen, Ergänzungsband II.

2) Die spezifische Verlängerung ist die Verlängerung der Längeneinheit, die spezifische Spannung die Spannung der Querschnittseinheit.

fischen Spannung $\frac{P}{L}$ eine höchst einfache Beziehung vorhanden. So lange es sich um sehr geringe Längenänderungen handelt, ist nämlich die Zahl E als eine Konstante zu betrachten, deren Größe nur von der Natur des Materiales abhängt und die man als »Elastizitätsmodulus« bezeichnet. Bliebe der Elastizitätsmodulus konstant, dann müßten alle relativen Verlängerungen den relativen Belastungen proportional sein. Wie genaue Versuche, besonders mit Schmiedeeisen, Gußeisen und trocknem Holz angestellt[1]), ergaben, ist dies aber nicht der Fall, sondern die Verlängerungen wachsen etwas rascher als die Belastungen. Will man also E als Konstante beibehalten, so würde man das Verhalten eines Körpers bei der Dehnung ausdrücken können durch

$$\frac{P}{Q} = \frac{V}{L} E + \alpha \left(\frac{V}{L}\right)^2 E + \beta \left(\frac{V}{L}\right)^3 E,$$

wo dann α und β noch besondere, in Übereinstimmung mit den Versuchen zu berechnende und selbstverständlich für jede Substanz verschiedene Zahlen sind. Wenn $\frac{V}{L}$ ein kleiner Bruch ist, und das ist ja bei den Metallen immer der Fall, dann kann man, so lange es nicht auf sehr große Genauigkeit ankommt, das zweite und dritte Glied in der obigen Gleichung gleich 0 setzen.

Versuche, die zur genauen Bestimmung dieser wichtigen Zahl dienen könnten, sind für Pflanzengewebe meines Wissens nur von Wertheim und Chevandier gemacht worden[2]). Die Verfasser bestimmten die Elastizität des Holzes von 15 verschiedenen Baumarten zusammen an 94 Stämmen und zwar in 4 verschiedenen Zuständen, nämlich als frisches Holz und in 3 verschiedenen Stadien der Austrocknung. Die Holzstücke wurden in 3 verschiedenen Richtungen geschnitten: parallel den Fasern, in radialer und in tangentialer Richtung. Uns interessiren hier natürlich nur die ersteren Versuche, denn sie allein können zu einer Bestimmung des Elastizitätsmoduls der das Holz bildenden Zellmembranen dienen. Der Elastizitätsmodul wurde nicht bloß durch Ausdehnung von Streifen bestimmt, die bei quadratischem Querschnitt und 7 bis 10 mm Seite eine Länge von 2 m hatten, sondern auch nach einem von Chladni angegebenen Verfahren durch Bestimmung des Longitudinaltones dieser Streifen, und endlich noch durch Biegungsversuche mit 2 m langen, cylindrisch zugearbeiteten Stammstücken.

Die Verlängerungen und Längen wurden mit dem Kathetometer bis auf 0,01 mm genau gemessen. Die Verfasser theilen den Elastizitätsmodulus mit für einen Feuchtigkeitsgehalt des Holzes von 20%. Da sie aber für die Veränderung derselben mit der Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes

1) Vergl. Weisbach, »Lehrbuch der Ingenieur- und Maschinenmechanik«. 5. Aufl. I. Th. »Theoretische Mechanik« p. 405 ff.

2) Poggendorff's Annalen. Ergänzungsband II, p. 481 ff. (eine wörtliche Übersetzung der Mittheilung in den Comptes rendus Tom. 23, 1846, p. 663 ff.).

eine Formel geben, die mit den Versuchen übereinstimmt, konnte ich die Zahlen leicht auf den Feuchtigkeitsgehalt von 23% umrechnen. Nach SACHS[1]) nehmen nämlich 100 g trockne Holzzellwand im Mittel 30 g Wasser bis zur Sättigung auf, also enthalten 100 g mit Wasser gesättigter Holzzellwand 23,0 g Wasser.

Ferner sind nach SACHS[2])

100 g trockne Holzwand = 61,1 ccm.

Daraus findet man das spez. Gewicht der mit Wasser getränkten Holzwand zu 1,38.

In den Tabellen von WERTHEIM und CHEVANDIER[3]) sind die Elastizitätsmoduli für den äußern Querschnitt der Holzstücke berechnet. Da die Verf. aber auch die spezifischen Gewichte der von ihnen untersuchten Hölzer und eine Formel für deren Veränderung mit Zunahme des Wassergehaltes geben, kann man also die Elastizitätsmoduli für die Zellwände berechnen. Die so erhaltenen Zahlen würden freilich nur dann ganz korrekt sein, wenn im Holze keine Querwände vorkämen. Wegen der Querwände ist der von mir berechnete Querschnitt immer etwas größer als der bei der Dehnung wirksame Querschnitt, und in Folge dessen sind die berechneten Zahlen etwas zu klein. Da aber die aus verschiedenen Beobachtungsreihen sich ergebenden Zahlen für das Holz derselben Baumart nicht unerheblich differirten, da die Verf. sogar für Streifen, die an verschiedenen Seiten desselben Baumes in derselben Höhe aus denselben Jahresschichten genommen waren, etwas verschiedene Elastizitätsmoduli fanden[4]) und die mitgetheilten Zahlen Mittel aus den Resultaten sämmtlicher Versuche sind, die bis auf eine Dezimalstelle berechnet sind, glaubte ich der erwähnten Fehlerquelle genügend Rechnung getragen zu haben, indem ich von den berechneten Zahlen auch die Einer noch fortließ.

Die so erhaltenen Zahlen sind folgende

Kiefer[5])	1290
Traubeneiche[6]) . .	1390
Pappel (»Peuplier«) .	1440
Buche	1540
Birke	1600
Hagebuche	1870
Ahorn	1980
Ulme (»Orme«)[7]) . .	2090

1) Diese »Arbeiten« Bd. II, p. 307.

2) ibidem p. 330.

3) l. c. p. 484 und 487.

4) l. c. p. 493.

5) »Pin sylvestre«, in der Übersetzung an manchen Stellen als »Fichte« bezeichnet.

6) »Chêne à glandes sessiles«, also Quercus sessiliflora; in der Übersetzung steht: »Quercus robur«.

7) l. c. als »Hagebuche« bezeichnet.

Esche	2160
Sykomore	2240
Akazie (»Acacia«) [1] .	2350
Espe	2350
Erle	2410
Tanne	2970
Mittel	1970

Selbstverständlich darf man das Mittel aus diesen Zahlen bei den bedeutenden Abweichungen nicht etwa so verwenden, daß man für eine verholzte Zellmembran, deren Elastizitätsmodulus man nicht kennt, denselben nun einfach diesem Mittel gleichsetzt.

Bei dem Bau des Holzes ist es von vornherein wahrscheinlich, daß der Widerstand von in radialer und tangentialer Richtung geschnittenen Holzstücken gegen eine Verlängerung viel kleiner ausfallen muß, als der Widerstand, den gleiche, longitudinal aus demselben Baum geschnittene Stäbe der gleichen Längenänderung entgegensetzen, denn eine Zellwand ist unter sonst gleichen Umständen um so mehr im stande, einen Theil der in einem Gewebe durch äußere Kräfte hervorgerufenen Spannungen aufzunehmen, je mehr ihre Richtung derjenigen parallel ist, in der die größten Veränderungen des gegenseitigen Abstandes zweier materiellen Punkte des gespannten Körpers stattfinden. Bei dem gleichen äußeren Querschnitt und der gleichen Länge erfahren longitudinal, radial und tangential geschnittene Holzstäbe von Abies pectinata (»Sapin distique«) dieselbe Verlängerung, wenn die Zugkräfte, die in ihrer Längsrichtung wirken, sich verhalten wie 1 : 0,085 : 0,031 [2]).

Ich erinnere mich nicht, diese Versuche, die auch jetzt nach 38 Jahren noch wie eben gezeigt brauchbare Zahlen ergeben, in der neueren botanischen Litteratur erwähnt gefunden zu haben, wohl aber findet man sehr oft erwähnt die Versuche von Schwendener [3]), Th. v. Weinzierl [4]) und Ambronn [5]). Da die genannten Beobachter aber nicht den gegenseitigen Abstand zweier auf oder an dem untersuchten Objekt angebrachten Marken, sondern den Abstand der beiden Schraubzwingen, in welche das Objekt eingeklemmt war, gemessen haben, kann ich diese Versuche hier leider schon deshalb nicht brauchen, denn ich wage nicht zu behaupten, daß die gemessenen Abstandsänderungen immer den Dimensionen des Objektes entsprachen. Außerdem ist in allen Bestimmungen des Elastizitätsmodulus durch Aus-

1) Wie der Zusammenhang wahrscheinlich macht, ist wohl die Robinie gemeint.

2) Berechnet nach Wertheim und Chevandier l. c. p. 486 und 488.

3) »Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen«. 1874.

4) »Beiträge zur Lehre von der Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Gewebe und Organe«. Sitzungsber. d. W. A. d. W. Jahrg. 1877.

5) »Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms« Pringsh. Jahrb. Bd. XII.

dehnung von aus Pflanzentheilen herausgeschnittenen schmalen Streifen eine sehr schlimme Fehlerquelle dadurch enthalten, daß es niemals gelingt, die Differenzen in der Größe der Querschnitte genügend klein zu erhalten, und daß natürlich in Folge dessen die spezifische Spannung und also auch die spezifische Ausdehnung nicht überall dieselbe Größe hat. Aber selbst angenommen, diese Differenzen seien genügend klein, um vernachlässigt werden zu können, immer machen sich doch die Differenzen in der Querschnittsgröße sehr bemerkbar, wenn man nun den Elastizitätsmodul aus den Daten des Versuchs mit Hilfe der obigen Gleichung $\left(\frac{V}{L} E = \frac{P}{Q}\right)$ berechnen will.

Beispiel:

Ein Streifen aus einem der unteren Internodien von Phragmites communis wurde mit seinen Enden in ein paar Schraubzwingen aus Messing von 13 g Gewicht befestigt (am 2. Okt. 1883). Jede der Schraubzwingen hatte in der Mitte eine runde Öffnung. Die obere wurde an einem von der Decke herabhängenden Eisendraht befestigt, die untere trug eine leichte, zur Aufnahme der Gewichte dienende Schale, die während der ganzen Dauer des Versuchs an ihr verblieb. Aus einem hochstehenden Gefäß mit Wasser war ein Baumwollenfaden an das obere Ende des Riemens angelegt, wodurch er beständig naß gehalten wurde. An dem Riemen waren oben und unten aus Insektennadeln gefertigte Klemmen horizontal befestigt. Dieselben sind so äquilibrirt, daß ihr Schwerpunkt an der Stelle liegt, wo sie den Riemen umfassen. Befestigt man diese Klemmen in derselben Weise an einem vertikal gespannten Menschenhaar, so bleiben sie, wie ich mich vorher überzeugte, selbst bei Erschütterungen in ihrer Lage. Unter der Wagschale befand sich eine Arretirungsvorrichtung sehr einfacher Art, bestehend aus einem Tischchen mit hoch und niedrig stellbarer Platte. Vor jeder Belastung wurde dieselbe gehoben, bis die Schale auf ihr ruhte, und nach dem Auflegen der Gewichte wurde sie langsam herabgelassen.

Die Verlängerungen beobachtete ich mit einem Kathetometer, das auf einem an der Wand befestigten eisernen Tisch aufgestellt war. Der Nonius des Kathetometers giebt $^1/_{10}$ mm an.

Länge (d. h. Abstand der Spitzen) 218,6 mm.

Last	Verlängerung
0,5 k	0,1 mm
1,0 -	0,2 -
3,0 -	0,6 -

Die Verlängerungen und ebenso die Verkürzungen bei der Entlastung sind innerhalb der Grenzen des Versuchs momentan.

Nun wurden mehrere Querschnitte angefertigt und mit der Camera lucida genau auf gleichmäßig gearbeiteten Karton gezeichnet, dann ausgeschnitten und gewogen. Durch Wägung eines Kartonstückes von rechteckiger

Form, dessen eine Seite gleich dem Bilde einer Linie von 0,5 mm Länge, bei demselben Objektiv und derselben Lage des Kartons zur Camera, dessen andre Seite dem Bilde einer Linie von 1 mm Länge gleich war, hatte ich somit die Möglichkeit, die Größe der gezeichneten Querschnitte zu berechnen. Bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete Bilder, aus denen die Zelllumina herausgeschnitten wurden, und Wägung der Stücke setzten mich in den Stand, das Verhältniß von Wandquerschnitt und Gesammtquerschnitt zu finden und somit die untersuchten Querschnitte auf die Größe der Zellwandquerschnitte zu reduziren. Wenn man sorgfältig arbeitet, ist der Fehler kleiner als $^1/_{100}$ des Betrages. So fand ich im vorliegenden Falle den kleinsten Querschnitt zu 0,437 qmm, den größten zu 0,538 qmm.

Der daraus berechnete Elastizitätsmodulus liegt zwischen 2000 und 2300.

Dagegen sind Versuche dieser Art sehr brauchbar, um das Verhalten eines Pflanzentheils bei zunehmender Dehnung zu beobachten.

Streifen aus der Rinde von Cannabis sativa, ♀ Pfl. Versuchsanstellung wie oben.

Zeit	Last	Länge	Verlängerung
11. Okt. 83 8^h am	0 k	958,6 mm	
9^h 33	0,5 -		
9^h 38		958,8 -	0,2 mm
9^h 51	0,0 -		
9^h 56		958,6 -	0,0 -
4^h 5 pm	1,0 -		
4^h 10		961,0 -	2,4 -
4^h 25		961,1 -	2,5 -
4^h 26	0,0 -		
4^h 31		959,1 -	0,5 -
4^h 36		958,8 -	0,2 -
4^h 46		958,8 -	0,2 -
4^h 50			
	1,25 -		
4^h 55		961,7 -	2,9 -
5^h 5		961,8 -	3,0 -
5^h 10		961,85 -	3,05 -
5^h 10	0,0 -		
5^h 15		959,9 -	0,9 -
5^h 30		959,1 -	0,5 -
12. Okt. 11^h 10 am		958,8 -	0,2 -

Bei größeren Belastungen treten »elastische Nachwirkungen« ein, d. h. dies spez. Verlängerung ist jetzt nicht bloß eine Funktion der spez. Spannung, sondern auch eine Funktion der Zeit, und ebenso ist die Annäherung an den früheren Zustand nicht momentan, sondern es dauert eine geraume Zeit, bis nach der Entlastung ein stabiler Zustand wieder erreicht wird.

Die Steifheit der Pflanzenorgane.

Den Widerstand, den ein fester Körper einer Biegung entgegensetzt, nennt man seine Steifheit. Jeder Spaziergang giebt uns Gelegenheit, zu erkennen, daß die Steifheit verschiedener Pflanzenorgane sehr ungleich ist. Während der leiseste Wind die Blätter und Halme des Schilfes in Bewegung setzt, ist selbst ein heftiger Sturm kaum im stande, den mächtigen Stamm einer vielhundertjährigen Eiche merklich zu biegen.

Es gewährt ein besonderes Interesse, den Zusammenhang zwischen dem anatomischen Bau eines Pflanzentheiles und seiner Steifheit aufzusuchen, wenn man auch wegen der komplizirten Verhältnisse im Pflanzenkörper nicht erwarten kann, daß es möglich sei, die Steifheit eines Pflanzenorganes mit derselben Genauigkeit, wie etwa diejenige einer eisernen Gitterbrücke zu berechnen.

Wir betrachten zunächst die bei der Biegung eines spannungslosen, homogenen und isotropen[1]) geraden[2]) Körpers auftretenden Dimensionsänderungen und die diesen entsprechenden Spannungen. Alle biegenden Kräfte sollen untereinander parallel sein und senkrecht gegen die Achse des Körpers wirken.[3])

Da in einem gebogenen geraden Körper stets die konkav werdende Seite zusammengedrückt, die konvexe dagegen ausgedehnt ist, folgt daraus mit Nothwendigkeit, daß zwischen beiden eine Schicht vorhanden sein muß, die weder ausgedehnt noch zusammengedrückt ist, sondern noch ihre ursprüngliche Länge hat. Man nennt sie die neutrale Faserschicht, ihren Durchschnitt mit der Ebene, in der die biegenden Kräfte wirken, die neutrale Achse. Durch die Form der neutralen Achse (mit dem besonderen Namen »elastische Linie« bezeichnet) ist zugleich die Formänderung des gebogenen Körpers bestimmt.

Es sei *ABCD* (Fig. 1) ein an einem Ende *AB* in horizontaler Richtung befestigter Körper von den genannten Eigenschaften. Es wirken auf ihn in der Ebene des Papieres die biegenden Kräfte P_0, P_1, P_2, P_3, ferner sein eigenes Gewicht, angreifend in seinem Schwerpunkte, und der Gegendruck der Wand, in der er jenseits *AB* befestigt ist. NN_1 ist die neutrale Achse, *EF* ein beliebiger Querschnitt des Körpers. Das Gewicht des Stückes *EFDC* sei gleich p und sein Schwerpunkt sei S. Die statischen Momente[4]) der

1) Isotrop nennt man einen Körper, der in der Richtung jeder beliebigen durch ihn hindurch gelegten geraden Linie dieselben Eigenschaften zeigt.

2) Gerade ist ein Körper dann, wenn man durch ihn eine beliebige Anzahl von untereinander parallelen Schnitten legen kann, deren Mittelpunkte sämmtlich in einer geraden Linie der Achse des Körpers liegen.

3) Bei der nachfolgenden Darstellung bin ich im wesentlichen der hübschen Behandlung des Gegenstandes in WEISBACH, Lehrbuch der Ingenieur- und Maschinenmechanik, 5. Aufl., Bd. I, p. 421 ff. gefolgt.

4) d. h. diejenigen Kräfte, die angreifend an einer Linie, die zu ihrer Richtung senk-

Kräfte p, P_0, P_1, P_2 in Bezug auf den in der neutralen Achse liegenden Punkt G der Ebene EF sind $p \cdot \overline{GK}$, $P_0 \cdot \overline{GL}$, $P_1 \cdot \overline{GI}$ u. s. w. Setzt man

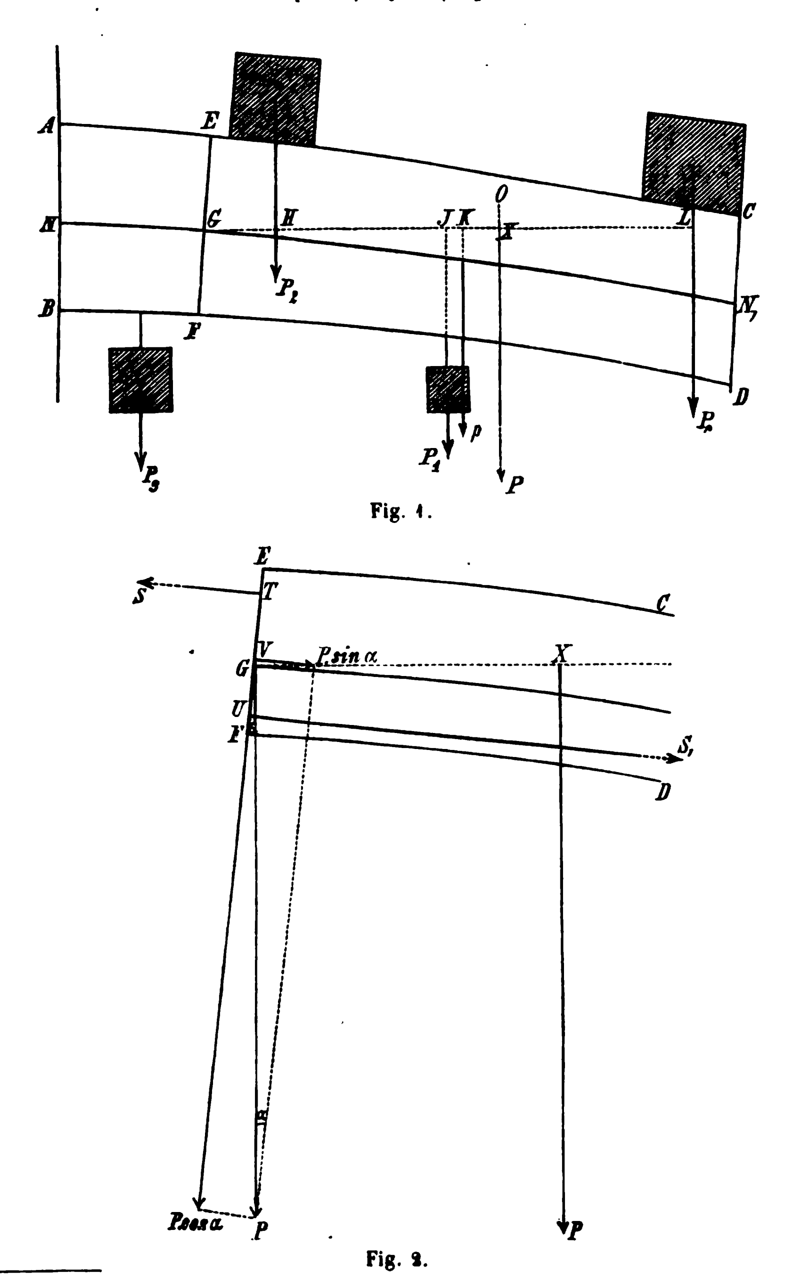


Fig. 1.

Fig. 2.

---

recht ist, im Abstande 1 von G dieselbe Wirkuug hervorbringen, wie p im Abstande GK, P_0 im Abstande GL u. s. w.

$$P = p + P_0 + P_1 + \cdots,$$

so ist es immer möglich, einen Abstand GX zu bestimmen, so daß

$$P \cdot \overline{GX} = p \cdot \overline{GK} + P_0 \cdot \overline{GL} + P_1 \cdot \overline{GI} + P_2 \cdot \overline{GH}.$$

$P \cdot \overline{GX}$, das statische Moment sämmtlicher auf der einen Seite des Querschnittes EF wirkenden biegenden Kräfte, wird im Folgenden immer mit M bezeichnet.

Über die auf EF wirkenden Spannungen orientirt man sich am besten in folgender Weise: Man denke sich den gebogenen Körper in EF durchgesägt (Fig. 2) und untersuche nun, welche äußeren Kräfte auf EF wirken müssen, um den der Kraft P vom statischen Momente M unterliegenden Körper im Gleichgewicht zu halten. Zunächst ist es klar, daß EF einen nach unten gerichteten Zug, der parallel und gleich P ist, auszuhalten hat, daß also auf EF, wenn Gleichgewicht bestehen soll, ein der Kraft P gleicher, aber ihr entgegengesetzt gerichteter Druck wirken muß, dessen Mittelpunkt V, dessen Winkel mit der Ebene $EF = \alpha$ ist. Es empfiehlt sich, diese Kraft in 2 Komponenten zu zerlegen, von denen die eine von der Größe $P \cdot \cos \alpha$ der Ebene EF parallel, die andre, deren Größe $P \cdot \sin \alpha$, zu dieser Ebene senkrecht ist. Je kleiner der Winkel α ist, desto mehr nähert sich die Größe $P \cdot \sin \alpha$ dem Werthe O und $P \cdot \cos \alpha$ dem Werthe P, so daß es also für äußerst geringe Formänderungen des gebogenen Körpers gestattet ist, die in EF der Kraft $P \cdot \cos \alpha$ entgegenwirkende Schubspannung P_1 (in der Fig. 2 nicht angegeben) gleich P, den senkrecht gegen EF wirkenden Zug dagegen gleich O zu setzen.

P und P_1 bilden ein Kräftepaar. So bezeichnet man nämlich zwei gleiche und parallele, aber entgegengesetzt gerichtete Kräfte, die auf einen frei beweglichen Körper einwirken. Wäre P kleiner als P_1, dann ließe sich immer für eine Kraft $p = P - P_1$ ein Angriffspunkt bestimmen, in dem dieselbe wirkend den beiden P und P_1 das Gleichgewicht hielte (Fig. 3). Je mehr aber P_1 sich der Größe P nähert, desto kleiner wird p und desto weiter entfernt sich sein Angriffspunkt von x, bis endlich für $P_1 = P$ die Kraft $p = O$, die Länge des Hebelarmes, an dem sie wirkt, aber unendlich wird. Es giebt also keine einzelne Kraft, die einem auf einen frei beweglichen Körper wirkenden Kräftepaar das Gleichgewicht hielte. Wohl aber kann dies durch ein andres Kräftepaar von gleichem Momente und entgegengesetzter Drehungsrichtung geschehen.

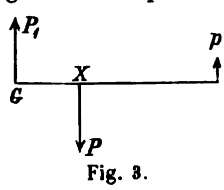


Fig. 3.

Alle auf der konvexen Seite der neutralen Achse liegenden Theile des gebogenen Körpers sind gedehnt. Die in ihnen wirkenden Spannungen lassen sich zu einer in T (Fig. 2) angreifenden Resultirenden S vereinigen. Ebenso geben die Druckspannungen auf der andern Seite der neutralen Achse eine in U angreifende Resultirende S_1. Da S und S_1 zusammen dem

Kräftepaar PP_1 das Gleichgewicht halten, müssen sie selbst ebenfalls ein Kräftepaar bilden, also $S_1 = - S$ oder

$$S + S_1 = O,$$

und deren Moment $S \cdot \overline{TU} = M$.

Welches auch die Form des Körpers sei, den man der Biegung unterwerfen will, immer kann man sich in gleichem Abstande von EF zwei unter sich und mit EF parallele Ebenen ab und cd (Fig. 4) in so geringer Entfernung voneinander durch denselben hindurch gelegt denken, daß es gestattet ist, das hierdurch aus dem geraden unbelasteten Körper herausgeschnittene Stück als ein Prisma mit der Grundfläche ab zu betrachten, die natürlich jede beliebige Form haben kann (unsre Figur zeigt ja nur einen Durchschnitt durch den Körper in der Ebene der Krümmung und daher alle Ebenen, die zu dieser senkrecht sind, als gerade Linien). Man denke sich ferner den Körper $abdc$ durch Ebenen, die seiner Achse parallel und auf der Ebene der Krümmung senkrecht sind, in eine so große Anzahl von Streifen zerlegt, daß es möglich ist, den Unterschied in der Verlängerung resp. Verkürzung der Ober- und Unterseite jedes Streifens bei der Biegung zu vernachlässigen. Schon bei den in Fig. 4 und 5 gewählten Dimensionen sind die Durchschnitte der einzelnen Streifen von Rechtecken für das Auge nicht mehr unterscheidbar. Läßt man nun dadurch, daß man die den Körper schneidenden Ebenen immer dichter aneinander rückt, Höhe und Breite jedes Streifens immer mehr abnehmen, so verschwindet auch der Fehler im Resultate der Rechnung, der dadurch entsteht, daß man als alleinige Veränderung jedes Streifens während der Biegung je nach seiner Lage zur neutralen Faserschicht bloß eine Verlängerung oder Verkürzung annimmt, endlich vollständig. Denn ein Fehler, der kleiner als jede angebbare Größe wird, ist eben kein Fehler mehr.

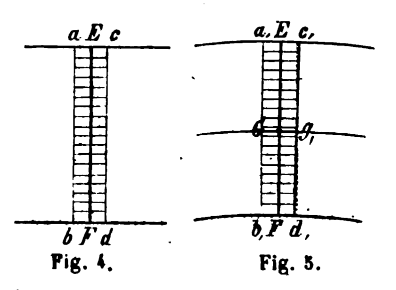


Fig. 4. Fig. 5.

Zieht man durch g_1 (Fig. 5), den Schnittpunkt von $c_1\, d_1$ mit der neutralen Achse, eine Linie parallel $a_1 b_1$, so ist der Abstand dieser Linie von $c_1 d_1$ an jeder Stelle gleich der dort vorhandenen Längenänderung, und es ist ohne weiteres klar, daß die Längenänderungen der einzelnen Streifen ihren Abständen von der neutralen Achse proportional sind. Nimmt man also die ursprüngliche Länge der Streifen als Einheit und bezeichnet dem entsprechend die Verlängerung eines Streifens, dessen Entfernung von der neutralen Achse dieser Einheit gleich ist, mit v, so sind die Verlängerungen von Streifen, die in den Abständen s_0, s_1, s_2 u. s. w. von der neutralen Achse liegen

$$v\, s_0,\ v\, s_1,\ v\, s_2 \text{ u. s. w.}$$

Nimmt man diese Ausdrücke für die konvexe Seite positiv, so müssen



sie natürlich für die konkave Seite negativ werden. Es seien die Querschnittsflächen der einzelnen Streifen F_0, F_1, F_2, ····, der Elastizitätsmodulus der Substanz E. Da wir hier ja nur sehr geringe Biegungen betrachten, bei denen die Dimensionsänderungen der einzelnen Streifen so gering sind, daß die dadurch hervorgerufenen Spannungen als diesen Dimensionsänderungen proportional betrachtet werden können, ist also die Kraft, mit der jeder Streifen sich zu verkürzen resp. zu verlängern strebt

$$s_0\, v\, F_0 E, \quad s_1\, v\, F_1 E, \quad s_2\, v\, F_2 E, \cdots\cdots$$

Es ist aber die Summe dieser Spannkräfte

$$vE\, s_0\, F_0 + vE\, s_1\, F_1 + vE\, s_2\, F_2 + \cdots\cdot = S + S_1 = o,$$

also auch die Summe der statischen Momente für die einzelnen Elemente der Querschnittsfläche

$$s_0\, F_0 + s_1\, F_1 + s_2\, F_2 + \cdots = o,$$

d. h. **die neutrale Achse geht durch die Schwerpunkte aller Querschnittsflächen.** Dies gilt natürlich nur unter den obigen Voraussetzungen. Hat z. B. der Elastizitätsmodul für sämmtliche im gebogenen Körper vorkommenden Längenänderungen nicht denselben Werth, oder ist der Neigungswinkel der Querschnittsfläche des gebogenen Körpers gegen die Richtung der biegenden Kräfte so groß, daß es nicht mehr gestattet ist, seinen Sinus gleich o zu setzen, oder darf man die in Folge der Biegung auftretenden kleinen gegenseitigen Verschiebungen der Elemente des gebogenen Körpers nicht, wie dies eben geschehen ist, vernachlässigen; in diesen und vielen andern Fällen liegen neutrale Achse und geometrische Achse des gebogenen Körpers im allgemeinen **nicht** an derselben Stelle. [1])

Soll in dem hier betrachteten Körper Gleichgewicht bestehen, so muß die Summe der statischen Momente der in den gedrückten und gedehnten Streifen wirkenden Spannkräfte der Größe M gleich sein. Diese statischen Momente sind

$$s_0 \cdot s_0\, F_0\, vE, \quad s_1 \cdot s_1\, F_1\, vE \text{ u. s. w.},$$

ihre Summe

$$(s_0^2\, F_0 + s_1^2\, F_1 + s_2^2\, F_2 + \cdots\cdot)\, vE = M.$$

Die Summe der Produkte aus den Querschnittselementen und den Quadraten ihrer Abstände von der neutralen Faserschicht muß in jedem besondern Falle durch Integration bestimmt werden. Man bezeichnet sie mit W und nennt sie das **Maß des Biegungsmomentes.**

Zur Bestimmung von v verlängere man die beiden konvergirenden Linien $a_1\, b_1$ und $c_1\, d_1$ in Fig. 5, bis sie sich schneiden. Ihr Schnittpunkt ist der Mittelpunkt des Berührungskreises der elastischen Linie im Punkte G, d. h. desjenigen Kreises, der von allen am meisten in seiner Form sich der-

1) SCHWENDENER hat dies offenbar übersehen, denn er sagt l. c. p. 20 von der neutralen Achse: »Dieselbe geht **stets** durch die Schwerpunkte sämmtlicher Querschnittsflächen«.

jenigen der elastischen Linie im Punkte G annähert. r, der Radius des Berührungskreises, giebt ein Maß für die Krümmung der elastischen Linie in G. Aus der Ähnlichkeit der Dreiecke folgt, daß sich die Verlängerungen der einzelnen Streifen zu ihren Abständen von der neutralen Achse verhalten wie ihre ursprüngliche Länge zu r. Nun haben wir aber die ursprüngliche Länge der Streifen gleich 1 gesetzt, und v ist die Verlängerung eines Streifens, dessen Abstand von der neutralen Achse 1 ist, also

$$v : 1 = 1 : r,$$

$$v = \frac{1}{r}.$$

Mithin:

$$\frac{WE}{r} = M \text{ oder } r = \frac{WE}{M}.$$

Durch den Krümmungsradius ist natürlich die Form der elastischen Linie genau bestimmt.[1]) Je größer für denselben Querschnitt eines gebogenen Körpers M wird, desto kleiner ist r, d. h. desto stärker die Krümmung. Umgekehrt kann man natürlich auch sagen: die Kraft, mit der ein gebogener gerader Körper sich gerade zu strecken strebt, wächst für jeden Querschnitt mit der Zunahme der Krümmung. Will man also die Steifheit zweier verschiedenen Körper vergleichen, so muß man fragen, wie verhalten sich die Momente der biegenden Kräfte, durch die beiden dieselbe äußerst geringe Krümmung aufgenöthigt wird?

Da die Krümmungsradien gleich sind, ist in diesem Falle

$$\frac{WE}{M} = \frac{W_1 E_1}{M_1} \text{ oder } \frac{M}{M_1} = \frac{WE}{W_1 E_1},$$

d. h. die Momente der biegenden Kräfte verhalten sich wie die Produkte aus dem Maß des Biegungsmomentes und dem Elastizitätsmodulus. Man nennt deshalb dieses Produkt auch geradezu das Biegungsmoment des Querschnittes. Durch das Biegungsmoment seines Querschnittes ist also die Steifheit eines Körpers numerisch bestimmbar, wenn man das Biegungsmoment eines andern Körpers und dessen Steifheit als Einheit annimmt. Es geben uns z. B. für homogene, isotrope, gerade, spannungslose Körper kongruenten Querschnittes, die aber aus ungleichem Material bestehen, die Elastizitätsmoduli Maße für ihre Steifheit. In folgender Tabelle wurde die Steifheit eines Körpers aus chemisch reinem Blei gleich 1 gesetzt.

Material	E[2])	Steifheit
Blei, gegossen . . .	1775	1
Zinn, ausgezogen . .	3840	2,16
Silber, - . .	7358	4,15
Kupfer, - . .	12449	7,01
Schmiedeeisen . .	20869	11,76
Feiner Gußstahl . .	29200	16,45

1) Für manche praktische Zwecke ist es nöthig, die Größe der Durchbiegung y in einem gegebenen Abstande x vom Befestigungspunkte, oder diejenige des Neigungswinkels α an dieser Stelle zu kennen. Diese Größen kann man, wenn r gegeben ist, immer durch Rechnung finden.

2) Die Elastizitätsmoduli sind mit Ausnahme desjenigen für feinen Gußstahl (nach

Vergleicht man damit die oben für die Substanz der Holzzellen von Bäumen mitgetheilten Elastizitätsmoduli, die zwischen 1300 und 3000 liegen, da kommt man zu dem wohl kaum erwarteten Resultat, daß die Steifheit eines Baumstammes im günstigsten Falle (Tanne) fast so groß ist, als ob diese Konstruktion aus Holzsubstanz in völlig gleicher Weise und mit dem gleichen Materialaufwande aus Zinn ausgeführt wäre. Von vielen Bäumen ist dieselbe aber geringer als die Steifheit einer kongruenten Konstruktion aus reinem Blei.

Sind andrerseits für aus gleichem Material bestehende Körper die Querschnitte verschieden, resp. hat derselbe Körper nicht überall denselben Querschnitt, dann ist die Steifheit durch das Maß des Biegungsmomentes bestimmt: $\frac{M}{M_1} = \frac{W}{W_1}$.

Beispiel:

Aus dem gleichen Material seien gleich lange und gleich schwere massive Stäbe von regelmäßig polygonalem Querschnitt hergestellt. Die nachfolgende Tabelle giebt deren Steifheit, wobei die Steifheit eines massiven Cylinders von gleichem Querschnitt willkürlich gleich 1 gesetzt wurde.

Querschnittsform	W[1])	Steifheit
Kreis	0,079578 Q^2	1
Dreieck	0,096225 Q^2	1,2092
Quadrat	0,083333 Q^2	1,0472
Fünfeck	0,080928 Q^2	1,0170
Sechseck . . .	0,080188 Q^2	1,0077
Siebeneck . . .	0,079894 Q^2	1,0040
Achteck	0,079759 Q^2	1,0023
Neuneck . . .	0,079689 Q^2	1,0014
Zehneck . . .	0,079650 Q^2	1,0009

Man bemerkt, daß von allen prismatischen Stäben mit regelmäßigem Querschnitt der dreikantige die größte Steifheit hat, und daß die Steifheit abnimmt, je mehr sich die Stäbe in ihrer Form dem Cylinder annähern.

Wie mag es wohl kommen, daß die größte Mehrzahl der Pflanzenstengel annähernd cylindrisch ist, während doch dreikantige oder vierkantige

---

WEISBACH l. c. Bd. I p. 416) nach WERTHEIM (POGGENDORFF's Annalen, Ergänzungsbd. II p. 59 und 60).

1) Bezeichnet man mit Q die Querschnittsgröße und mit n die Seitenzahl eines regulären Polygons, so ist

$$W = Q^2 \frac{1 + 2 \cdot \cos^2 \frac{\pi}{n}}{6n \cdot \sin 2 \frac{\pi}{n}}.$$

Nach dieser Formel, die im Grenzfalle ($n = \infty$, Cylinder) übergeht in $W = Q^2 \frac{1}{4\pi}$, sind die mitgetheilten Werthe berechnet.

SCHWENDENER giebt l. c. p. 23 eine ähnliche Tabelle, die dort angegebene Zahl für den dreikantigen Balken ist falsch.

Stengel bei dem gleichen Materialaufwande eine größere Steifheit besitzen? Es zeigt dieses Beispiel, daß im Pflanzenkörper die Herstellung der erforderlichen Steifheit durchaus nicht immer mit möglichst geringem Materialaufwande stattfindet, daß eben auch andere Faktoren beachtet werden müssen, wenn man den Bau eines Pflanzenstengels recht verstehen will. Wer in mechanischen Dingen wenig bewandert ist, könnte glauben, ein dreikantiger Balken unterscheide sich dadurch von einem cylindrischen, daß er einem zentral gerichteten Drucke, je nachdem dieser Druck eine Wandfläche senkrecht trifft oder nicht, einen völlig ungleichen Widerstand entgegensetze, was auch bei den übrigen Polygonen der Fall sein müsse, beim Cylinder aber natürlich wegfalle. In diesem Irrthum würde er dann noch bestärkt werden durch eine Äußerung Schwendener's (l. c. p. 23: »Die Richtung der biegenden Kraft wurde hier der Einfachheit wegen rechtwinklig zu einer Seite des Polygons angenommen«), die mir völlig unverständlich geblieben ist, da Schwendener doch ganz bestimmt gewußt hat, daß ein isotroper, gerader, spannungsloser Stab mit regelmäßig polygonalem Querschnitt der Biegung durch eine rechtwinklig zur neutralen Achse gerichtete Kraft konstanten Momentes an demselben Querschnitt stets denselben Widerstand entgegensetzt, einerlei ob die Kraft senkrecht oder schief gegen eine Seitenfläche oder gegen eine Kante wirkt.[1])

Übrigens gestattet dieser Satz noch eine allgemeinere Fassung, in der er, angewandt auf unsern Gegenstand, folgendermaßen formulirt werden kann:

Streng radiär gebaute gerade Pflanzenorgane haben allseitig die gleiche Steifheit.

Nachfolgender Versuch möge zur Illustration des Gesagten dienen: Ein aus 3 Internodien bestehendes gerades Stück eines blühenden Sprosses von Lamium album, 15 cm lang, wurde an seinem basalen Ende horizontal in einem Halter befestigt, durch dessen Drehung auch das Versuchsobjekt um seine Achse gedreht werden konnte. An der Spitze des Objektes war eine Nähnadelspitze horizontal befestigt, deren Stellung mit dem Kathetometer beobachtet wurde. Zur Aufnahme der Belastung diente ein an 4 dünnen Seidenfäden aufgehängtes Glimmerblättchen. Einer der Fäden bildete eine Schlinge, die fest um die Spitze des Objekts geschlungen war. Da ich die Last (0,2 g) immer nur kurze Zeit (höchstens 5 Minuten lang) wirken ließ, und da die Durchbiegungen immer sehr gering waren, war von elastischer Nachwirkung nichts zu bemerken. Ich konnte also die Beobachtungen sehr rasch aufeinander folgen lassen. Es ergab sich, sowohl wenn der Sproß mit einer Fläche als auch wenn er mit einer Kante nach unten lag, dieselbe Durchbiegung des Endes von 0,7 mm. Ein derartiges Verhalten von geraden Pflanzentheilen kann natürlich nur dann auftreten, wenn sie nicht bloß in ihrer Form und ihrem anatomischen Bau, sondern auch in den physi-

1) Den Beweis des Satzes findet man bei Weisbach l. c. p. 451.



kalischen Eigenschaften ihrer Elemente streng radiär gebaut sind, d. h. durch wenigstens 2 verschiedene Ebenen in symmetrische Hälften zerlegt werden können, von denen sowohl die links als auch die rechts von der Schnittfläche liegenden sämmtlich unter einander nicht bloß in geometrischem Sinne, sondern auch in ihren physikalischen Eigenschaften kongruent sind.

Besonders um Differenzen resp. Veränderungen der letzteren nachzuweisen, könnten Versuche wie der eben mitgetheilte von Nutzen sein.

Wie aus der obigen Tabelle ersichtlich, kann man das Maß des Biegungsmomentes für einen homogenen soliden prismatischen Stab, dessen Querschnitt ein regelmäßiges Polygon ohne einspringende Winkel ist, allgemein ausdrücken durch $A \cdot Q^2$, wobei A einen Zahlenfaktor bedeutet, der nur von der Zahl der Ecken des Polygons abhängt. Es verhalten sich also die Maße der Biegungsmomente ähnlicher Polygone wie die Quadrate ihrer Flächen oder wie die 4ten Potenzen homologer Linien, z. B. ihrer Seiten oder der Radien von ihnen umschriebenen Kreisen. Soll also z.B. ein Stab hergestellt werden, dessen Steifheit doppelt so groß ist als die eines gleichgeformten Stabes aus demselben Material von 1 cm Dicke, so muß man seine Dicke so groß nehmen, dass ihre 4. Potenz gleich 2 wird, d. h. die Dicke eines solchen Stabes ist $\sqrt[4]{2} = 1,189$ cm, und zwar gilt dies nach dem Obigen für alle prismatischen Stäbe von regulärem Querschnitt. Wird also über einen Cylinder von 1 cm Dicke eine genau anschließende Röhre aus demselben Material von 0,095 cm Wanddicke geschoben, so wird dadurch die Steifheit des Cylinders auf den doppelten Betrag erhöht, oder was dasselbe ist: ein Cylinder von 1 cm Dicke und ein hohlcylindrisches Rohr aus demselben Material von 0,095 cm Wanddicke setzen einer Biegung von derselben äußerst geringen Größe den gleichen Widerstand entgegen, wenn es gestattet ist, von den in ihnen während der Biegung eintretenden Veränderungen alle mit Ausnahme der Verlängerungen resp. Verkürzungen ihrer Elemente parallel der neutralen Axe zu vernachlässigen. Dabei verhalten sich die Gewichte gleich langer Stücke des massiven Cylinders und des hohlen Rohres wie 1 : 0,414. Man braucht also für das Rohr noch nicht die Hälfte des Materiales, das zur Herstellung eines massiven Cylinders von gleicher Steifheit nöthig wäre.

Umgekehrt kann man natürlich auch, wenn Durchmesser und Wanddicke eines Hohlcylinders gegeben sind, berechnen, wie viel größer seine Steifheit ist als diejenige eines aus dem gleichen Material hergestellten Cylinders von gleicher Querschnittsgröße. Der Durchmesser einer Röhre sei 7 cm, ihre Wanddicke 1 cm[1]), also ihr Querschnitt 18,8496 qcm. Das

1) Diese Dimensionen entsprechen den an einem Stück Bambusrohr gemessenen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die obige Rechnung auf den Bambusstamm sich ohne weiteres beziehen lasse, denn derselbe ist zwar gerade, aber weder homogen und isotrop noch im ungebogenen Zustande spannungslos.



Maß des Biegungsmomentes für den als voll gedachten äußeren Kreis ist 117,8588, für den inneren Kreis 30,6796, also für den ringförmigen Querschnitt 87,1792. Das Maß des Biegungsmomentes eines massiven Cylinders vom Querschnitt 18,8496 ist 1,5000. Mithin ist die Steifheit der Röhre 58,12 mal so groß als diejenige des Cylinders, und es würde dementsprechend das Rohr erst durch einen gegen seine Spitze wirkenden Druck von 58,12 kg ebenso stark gebogen werden, wie der gleichlange und gleichschwere Cylinder durch einen an derselben Stelle wirkenden Druck von 1 kg. Andrerseits müßte, wenn ein massiver Cylinder dieselbe Steifheit haben sollte wie die eben behandelte Röhre, sein Querschnitt 33,099 qcm [1]) also 1,756 mal so groß als derjenige der Röhre sein. Dem entspricht ein Radius von 3,246 cm. Ein massiver Cylinder aus demselben Material und von derselben Steifheit wie ein Hohlcylinder von 7 cm Durchmesser und 1 cm Wanddicke ist also $1^3/_4$ mal so schwer und nur 0,508 cm dünner als der Hohlcylinder.

Der Nutzen, den hohle Stengel den Pflanzen gewähren, ist somit augenscheinlich. Sie gewähren die nöthige Steifheit mit verhältnißmäßig geringem Materialaufwande. Es scheint nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß hohle Sprosse, wenn auch durchaus nicht immer, so doch überaus oft von kurzer Lebensdauer sind, daß dagegen langlebige Sprosse gewöhnlich massiv sind. Also sind wohl auch mit der Konstruktion der hohlen Röhre Nachtheile verbunden?

Ein Hauptübelstand für die Berechnung der Steifheit eines Pflanzentheiles ist, daß in allen Theilen der Pflanzen Spannungen vorhanden sind und daß also, von allem andern abgesehen, die durch die Biegung hervorgerufenen Längenänderungen der Elemente eines gebogenen Pflanzentheiles und die aus ihnen resultirenden Spannungen einander nicht proportional zu sein brauchen. Ist z. B. die Rinde vor der Biegung schon durch das Ausdehnungsbestreben von Holz und Mark gespannt, und wirkt noch dazu in jeder Zelle ein mehr oder minder großer hydrostatischer Druck (Turgor), da kann man doch auf dieses Gewebe, selbst wenn man von einer etwa vorhandenen Ungleichheit im Elastizitätsmodulus der Zellwände absehen wollte, nicht die für spannungslose Körper abgeleiteten Formeln anwenden, und das Biegungsmoment ihres Querschnitts aus der Summe der Biegungsmomente der quer durchschnittenen Zellwände berechnen, indem man diese dabei als fest mit einander verbundene, der Achse des Pflanzentheiles parallele spannungslose Platten betrachtet. Dazu kommt noch, daß, wie ich in einer früheren Arbeit [2]) zeigte, an Querschnitten von Organen mit bedeutender Gewebespannung durch Verminderung der Längsspannungen

---

1) $\frac{Q}{4\pi} = 87{,}1792; \quad Q = \sqrt{4\pi \cdot 87{,}1792}.$

1) Diese »Arbeiten« Bd. II p. 87 und 88.

und die dadurch hervorgerufene Änderung der radial und tangential gerichteten Querspannungen mehr oder minder bedeutende Formänderungen eintreten, so daß also das mikroskopische Bild des Querschnittes nicht genau der Konfiguration der Zellwände im unverletzten Organ entspricht, ein Umstand, der in manchen Fällen von großer Bedeutung sein kann. Ist z. B. eine Zellwand so stark zusammengedrückt, daß sie in Folge dessen sich faltet, so wird sie natürlich erst dann elastisch wirksam sein können, wenn das Gewebe durch einen Zug so stark angespannt wird, daß die Falten in der gedrückten Zellwand verschwinden.[1])

Schwendener hat[2]) für einige Stammorgane von Monokotyledonen das Maß des Biegungsmomentes bestimmt unter Voraussetzungen, die zwar nicht vollkommen der Wirklichkeit entsprechen, die aber, wenn man überhaupt derartige Rechnungen ausführen will, nicht wohl umgangen werden konnten. Er betrachtet nämlich jedes Organ als ein spannungsloses System von fest mit einander verbundenen Platten oder Stäben aus Stereom. Mit diesem gemeinsamen Namen bezeichnet er bekanntlich Gewebe, die auch in ihren physikalischen Eigenschaften sehr verschieden sind (mit einander verbundene Sklerenchymfasern, sklerotische Faserzellen und Collenchym) und eigentlich nur darin übereinstimmen, daß sie aus verhältnißmäßig langgestreckten, engen und dickwandigen Zellen bestehen. Der Widerstand, den die andern Gewebe Dimensionsänderungen ihrer Zellhäute entgegensetzen, wird gleich 0 gesetzt. Nur bei den untersuchten Scirpusarten und Juncus glaucus wurde auch das Maß des Biegungsmomentes für die Epidermis berechnet und einfach zu dem des Stereoms addirt. Das letztere wurde in allen Beispielen als vollkommen homogen betrachtet, das Maß seines Biegungsmomentes wurde meist berechnet, indem die Querschnittsgröße jedes »Bastbündels« mit dem Quadrate des Abstandes seines Schwerpunktes von der neutralen Faserschicht multiplizirt, und indem die so erhaltenen Produkte addirt wurden. Das ist zwar nicht ganz genau, denn der Querschnitt eines Bastbündels ist nicht verglichen mit dem Querschnitt des ganzen Organs unendlich klein, der daraus resultirende Fehler hat aber gegenüber den aus den obigen Annahmen hervorgehenden keine Bedeutung. Um den Einfluß der Vertheilung des Stereoms auf dem Querschnitt klar hervortreten zu lassen, wurde W zunächst für einen Durchmesser des

1) Bekanntlich hat Schwendener behauptet (»Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen« Abh. d. K. A. d. W. Berlin 1882), daß die bekannte Faltung der tangentialen Wände der Endodermis am lebenden Organ »meist gar nicht vorhanden« sei, sondern erst durch die Spannungsänderungen während der Präparation entstehen. Es gelang ihm (l. c. p. 44), aus Iriswurzeln Präparate zu erhalten, in denen diese Faltung fehlte, und in andern Präparaten die vorhandene Faltung zum Verschwinden zu bringen. Doch beweisen diese Ergebnisse gar nichts, denn die Bedingungen, unter denen sie eintreten, sind von den in der lebenden Wurzel vorhandenen durchaus verschieden.

2) Mech. Prinzip p. 43 bis 76.

kreisrund gedachten Stengels von 10 m berechnet und dann der Gesammtquerschnitt des Stereoms unter Beibehaltung der gegenseitigen Abstände der Schwerpunkte der einzelnen Massen auf 12000 qcm reduzirt. So konnten die erhaltenen Zahlen auch mit dem Maß des Biegungsmomentes einer doppelwandigen kreisrunden Röhre von 10 m Durchmesser verglichen werden, deren beide Wände 50 cm von einander entfernt, 1,5 cm dick und durch 20 radial gestellte Rippen von 1 cm Dicke mit einander verbunden sind. Für dieselbe ist $W = 1400$ Millionen.

Schwendener's Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Name der Pflanze	W (in Millionen)	Gesammtquerschnitt des Stereoms (12000 qcm = 1 gesetzt)
Blattstiele und Blüthenstiele von Aroideen	1380 [1]	8,33
Scirpus caespitosus	1087	4,09
Scirpus holoschoenus	1250	4,64
Scirpus lacustris	1380	0,66
Juncus glaucus	1108	4,17
Molinia coerulea	1250	7,50
Bambusa spec.	1200	12,50
Allium vineale	1030	11,66
Veltheimia viridissima	1200	7,75
Ixia grandiflora	1200	9,33
Lilium auratum	1300	8,33

Für die Querschnittsform der erwähnten Doppelröhre wurden Verhältnisse angenommen, die in ähnlicher Weise bei Konstruktion einer schmiedeeisernen Röhrenbrücke, der Britanniabrücke, in Anwendung gekommen sind. Aus der mitgetheilten Tabelle geht hervor, daß in den untersuchten Pflanzenstengeln mit dem aufgewandten Material eine verhältnißmäßig nur geringe Steifheit erreicht ist. Die größte mögliche Steifheit von allen aus demselben Material bestehenden cylindrischen Körpern von 12000 qcm Querschnitt hat nämlich, wie leicht ersichtlich, ein Hohlcylinder mit massiver Wandung. Das Maß seines Biegungsmomentes ist nämlich 1856 Millio-

1) Die von Schwendener l. c. p. 48 berechnete Zahl 1500 Millionen ist falsch.

Wenn 25 gleich weit von einander abstehende quadratische Träger von 40 cm Seitenlänge in tangentialer Richtung mit einander zu einem ringförmigen Gebilde von 10 m äußerem Durchmesser verbunden sind, darf nicht »das Maß des Biegungsmomentes.... als gleichwerthig mit dem eines Kreisringes von gleichem Querschnitt und gleichem Durchmesser betrachtet werden.«

Es ist vielmehr

$$W = 1600\, d^2 \left(\sin^2 \frac{2\pi}{25} + \sin^2 \frac{4\pi}{25} + \sin^2 \frac{6\pi}{24} + \cdots \sin^2 \frac{48\pi}{25}\right),$$

$$d = 480,\quad W = 4\,608\,000\,000,$$

woraus sich bei der Reduktion des 40000 qcm großen Querschnitts auf 12000 qcm die obige Zahl ergiebt.

nen. Wenn es also nur auf Steifheit ankäme, wäre der Sporangienträger eines Mucor rationeller konstruirt als ein Bambusrohr.

Aus den vorstehenden Daten folgt natürlich keineswegs, daß der Nutzen, den die eigenthümliche und so ungeheuer mannigfaltige Lagerung der harten Gewebe in den Stengeln monokotyledonischer Pflanzen denselben dann gewährt, wenn sie biegenden Kräften ausgesetzt sind, unter den gleichen Gesichtspunkten zu betrachten sei, wie die Konstruktion einer eisernen Röhrenbrücke.

Um die Zulässigkeit seiner Voraussetzungen zu prüfen, stellte Schwendener mit einer Anzahl von prismatischen Stengelstücken Biegungsversuche an.[1]) Dieselben wurden mit dem einen Ende horizontal eingespannt, am freien Ende belastet und die Senkungsgröße dieses Endes gemessen. Ist außer W auch noch der Elastizitätsmodul des Bastes bekannt, dann kann die Senkungsgröße, die unter den obigen Voraussetzungen eintreten mußte, berechnet werden. Sie ist $S = \frac{Pl^3}{3\,WE}$, wobei P die am Ende des belasteten Stückes von der Länge l wirkende Last ist. S, P und l müssen natürlich mit denselben Maßeinheiten gemessen werden, die bei Bestimmung von W und E zu grunde gelegt wurden.

Name der Pflanze	S berechnet	S beobachtet	P in g
Molinia coerulea . . .	4,7 mm	1,6 mm	20
Piptatherum multiflorum	4,17 -	3,5 -	20
Secale cereale	1,25 -	1,5 -	50
Juncus glaucus . . .	5,3—6,8 -	5,0 -	10
Lilium auratum . . .	4,4—5,5 -	4,5 -	400
Funckia ovata	3,6 -	3,0 -	200
Papyrus antiquorum . .	2,66 -	4,0 -	200

Schwendener weist zur theilweisen Erklärung des in manchen Fällen, z. B. gleich im ersten, recht bedeutenden Unterschiedes zwischen der beobachteten und gemessenen Senkung auf die Ungenauigkeit in der Bestimmung von W und E hin, sowie darauf, daß das benutzte Halmstück von Papyrus nicht genau prismatisch, sondern an seiner Spitze merklich dünner gewesen sei. Auch der Einfluß des Turgors in den parenchymatischen Geweben auf die Steifheit wird erwähnt.

Außerdem sind noch 2 von Schwendener nicht erwähnte Fehlerquellen anzuführen, die bei derartigen Versuchen störend wirken:

1) die Art der Befestigung;

2) die elastische Nachwirkung.

Bei den im folgenden mitgetheilten Biegungsversuchen wurden die Objekte immer horizontal in eine eiserne Schraubzwinge eingeklemmt, die im Schraubstock oder an einem sehr festen und schweren Stativ so befestigt

1) l. c. p. 113—115.

wurde, daß ihre Backen über und unter dem Versuchsobjekt lagen. Dennoch bewirkte ein geringes Anziehen der Schraube oft eine deutliche Verminderung der Senkung. Ich habe darum, wenn ich mehrere Biegungsversuche mit demselben Objekt machte, während der Versuche und zwischen denselben an der Einspannung der Objekte keine Änderung vorgenommen. Will man dagegen die Resultate von Biegungsversuchen in ähnlicher Weise verwerthen, wie dies von SCHWENDENER geschehen ist, dann legt man den Körper, den man biegen will, am besten mit seinen Enden auf Unterlagen und läßt dann die Last auf die Mitte desselben wirken.

Die Nachwirkung ist nur bei geringen Belastungen unmerklich. Um die Halme während der Versuche, die ich über diesen Gegenstand machte, und die oft mehrere Tage dauerten, frisch zu erhalten, ließ ich deren basales Ende etwa einen Dezimeter über die Schraubzwinge hinausragen. Es wurde mit nasser Watte umwickelt, die in ein unmittelbar darunter gestelltes bis an den Rand gefülltes Gefäß mit Wasser tauchte. Die Durchbiegungen wurden mit dem Kathetometer gemessen. Zur Aufstellung von Halter und Kathetometer dienten 2 neben einander in der Wand befestigte eiserne Tische.

1. Vers. Halmspitze von Secale cereale, das zum Versuch dienende Stück 300 mm lang, am 4. Juli 11h am horizontal befestigt.

Zeit	Last	Senkung
4. Juli 3h 10′ pm	0,02 g	
3h 20′		0,3 mm
3h 53′		3,0 -
3h 54′	0 -	
3h 54′ 15″		0,0 -
3h 59′	0,05 -	
4h 0′		0,9 -
6h 6′		0,9 -
6h 10′	0 -	
6h 11′		0,0 -
6h 33′	0,50 -	
6h 35′		9,2 -
6h 38′		9,3 -
5 Juli 8h 0′ am		9,3 -
8h 10′	0 -	
8h 12′		0,2 -
8h 20′		0,1 -
8h 40′		0,05 -
3h 0′ pm		0,0 -
6h 32′	1,00 -	
6h 35′		18,1 -
6h 42′		18,3 -
7h 30′		18,5 -
6. Juli 9h 0′ am		18,8 -
12h 0′ u. 6h 35′ pm		18,8 -
6h 38′	0 -	
7. Juli 10h 0′ am		0,0 -

2. Vers. Phragmites communis, Internodium aus dem untern Theil einer kräftigen Pflanze, 216 mm lang.

Zeit	Last	Senkung
1. Oktbr. 9h 0′ am	100 g	
9h 1′		3,35 mm
9h 5′		3,4 -
9h 10′		3,5 -
9h 20′		3,6 -
9h 30′		3,6 -
9h 30′	0 -	
9h 35′		0,3 -
2h 0′ pm		0,0 -
2h 15′	200 -	
2h 16′		7,1 -
2h 20′		7,7 -
2h 25′		8,1 -
2h 35′		8,4 -
2h 45′		8,6 -
2h 45′	0 -	
2. Oktbr. 10h 0′ am		1,0 -

In diesem Falle war also eine bleibende Formänderung eingetreten.

Nach Beendigung beider Versuche überzeugte ich mich davon, daß die Objekte frisch geblieben waren.

Ich theile hier gerade solche Versuche mit, die mit fast ganz aus verholzten Zellen bestehenden Pflanzentheilen gemacht wurden. In dem Internodium von Phragmites bestanden nur die Basttheile der Gefäßbündel und das abgestorbene und zerrissene Mark aus Zellen, deren Wände sich bei der Behandlung eines Schnittes mit Chlorzinkjod blau färbten, alle andern Wände werden gelb oder braun. Über das Verhalten turgeszirender parenchymatischer Gewebe gegen Zug und Druck ist nämlich noch zu wenig bekannt, und was ich darüber bis jetzt beobachten konnte, eignet sich noch nicht zur Veröffentlichung.

Die folgenden Versuche sollten dazu dienen, direkt zu bestimmen, ob denn die peripherisch gelagerten Gewebe (Epidermis und Rinde) wirklich einen so geringen Einfluß auf die Steifheit haben, als dies von Schwendener überall vorausgesetzt wird. Ist dies wirklich der Fall, dann muß natürlich dasselbe Objekt, in derselben Weise belastet, einmal im intakten Zustande und einmal nach Entfernung der peripherischen Schichten Senkungsgrößen des freien Endes zeigen, die nur wenig von einander differiren. Die in den Versuchen benutzten geraden Stücke wurden, wie dies auch bei den vorigen Versuchen geschah, vorher 1—2 Tage lang in lothrechter Stellung in Wasser untergetaucht. Dasselbe geschah noch einmal mit den enthäuteten Stücken. Die Schraubzwinge blieb bis zur Beendigung der Versuchsreihe immer an dem Objekte unverändert befestigt und es waren selbstverständlich immer dieselben Seiten bei der Biegung oben und unten. Um die elastische Nachwirkung möglichst auszuschließen, wählte ich verhältniß-

mäßig kleine Lasten und ließ dieselben während gleicher Zeiten wirken. Wie leicht ersichtlich $\left(S = \frac{Pl^3}{3\,WE}\right)$, sind für homogene, isotrope, spannungslose, gerade Körper die Biegungsmomente den Senkungsgrößen umgekehrt proportional. Wenn also derselbe Lindenzweig, in gleicher Weise belastet, im intakten Zustande seine Spitze um 6,2 mm, entrindet dagegen um 12,2 mm senkt, so müssen also die Biegungsmomente von 2 Metallstangen, von denen die eine dem intakten, die andere dem entrindeten Lindenzweige äquivalent ist, sich verhalten wie 1 : $\frac{1}{2}$, d. h. der Lindenzweig verdankt seiner Rinde die Hälfte seiner Steifheit.

	Zeit	Last	Senkungen.
Allium Porrum,	10. Juli 1883		
Stück des Blüthenschaftes, 25 cm lang:	11h 12′	5 g	
intakt:	11h 14′		8,5 mm
nach Entfernung der Epidermis:	11h 30′	- -	
	11h 32′		10,15 -
Rinde bis auf den Bastring entfernt:	11h 44′	- -	
	11h 46′		12,1 -
Tilia parvifolia,			
1) Zweig von 11 mm mittl. Dicke und 64 cm Länge	8. Sept. 1883		
intakt:	6h 53′	25 -	
	6h 58′		6,2 -
entrindet:	7h 16′	- -	
	7h 21′		12,2 -
2) Zweig von 4 mm mittl. Dicke und 72 cm Länge	10. Sept. 1883		
intakt:	5h 44′	0,2 -	
	5h 49′		0,6 -
entrindet:	6h 54′	- -	
	6h 59′		1,8 -
Cannabis sativa,			
♀ Pfl. Stamm 1,105 m lang, 18—10 mm dick	16. Sept. 1883		
intakt:	12h 18′	25 -	
	12h 20′		9,5 -
entrindet:	12h 41′	- -	
	12h 43′		12,1 -
Impatiens glandulifera,			
Stammstück, 1 m lang, 3—2 cm dick	15. Sept. 1883		
intakt:	5h 12′	25 -	
	5h 15′		7,5 -
Epidermis und subepidermales Collenchym entfernt:	5h 50′	- -	
	5h 53′		8,6 -

Zur Befestigung des Stammstückes von Impatiens diente ein starker Halter.

Da die Biegsamkeit in verschiedenen Querschnitten, d. h. die Größe der durch dieselbe Kraft in ihnen hervorgerufenen Formänderung, dem Biegungsmoment und also auch der Steifheit umgekehrt proportional ist, schließt natürlich jede Untersuchung der Steifheit von Pflanzentheilen zugleich diejenige ihrer Biegsamkeit in sich ein. Im gewöhnlichen Leben nennt man einen Körper, der in allen Querschnitten ein großes Biegungsmoment hat, steif, einen solchen von überall kleinen Biegungsmomenten dagegen biegsam. Aus dem eben gesagten ist aber klar, daß man mit der gleichen Berechtigung von der Biegsamkeit eines Baumstammes wie von der Steifheit eines Haares reden kann.

Die Grenze der Biegungselastizität.

Ebenso wie nach der Dehnung eines Körpers durch in entgegengesetzter Richtung wirkende Zugkräfte eine bleibende Verlängerung vorhanden ist, deren Betrag abhängt von der Natur des gedehnten Körpers und der Größe und Dauer der vorhergehenden Ausdehnung, und die nur nach geringen Dimensionsänderungen verschwindend klein ist, treten auch nach Biegungen elastischer Körper kleine, aber mit zunehmender Inanspruchnahme des gebogenen Körpers sich stetig steigernde bleibende Formänderungen auf.

Die Kenntniß derselben ist für die Beurtheilung der Zweckmäßigkeit einer Konstruktion ebenso wichtig wie die Kenntniß ihrer Steifheit. Wir verlangen z. B. von einer Eisenbahnbrücke nicht bloß, daß sie unter der Last eines auffahrenden Zuges nur eine äußerst geringe Durchbiegung erleidet, sondern auch, daß diese Durchbiegung nach Entlastung der Brücke vollständig wieder ausgeglichen wird. Denn wenn die Brücke nicht steif genug wäre, würde durch ihr federn die Sicherheit der darüber hinfahrenden Züge wesentlich beeinträchtigt. Würden andrerseits sich wiederholende Belastungen bleibende Verbiegungen der Brücke zur Folge haben, so müßte endlich deren Form ja eine völlig andre werden, als sie ursprünglich vom Erbauer beabsichtigt war. Es muß also eine Brücke auch die nöthige Tragfähigkeit haben, d. h. auch die größte mögliche Belastung darf keine bleibende Verbiegung derselben hervorrufen. Ist diesen Bedingungen genügt, dann kann uns die Biegungsfestigkeit der Brücke gleichgültig sein, ebenso wie sich Niemand um die Zugfestigkeit einer Stange kümmert, wenn er weiß, daß ihre Verlängerung durch den Zug, dem sie ausgesetzt werden soll, niemals das zulässige Maß überschreitet und keine bemerkbare bleibende Verlängerung zur Folge haben kann.

Auch die Leistung von Federn beruht auf ihrer Steifheit und an sie muß ebenfalls die Anforderung gestellt werden, daß sie keine bleibenden



Verbiegungen erleiden. Während es aber bei Brücken, Wagebalken, Krahnen, Balanciers von Dampfmaschinen auf Steifheit und Tragfähigkeit ankommt (daher die gemeinsame Bezeichnung: »Träger«), interessirt es oft bei Federn, mehr zu wissen, einer wie großen Biegung man sie ohne Überschreitung der Grenze der Biegungselastizität aussetzen kann, und während Körper der ersteren Art immer nur äußerst geringe Formänderungen erleiden, sind andrerseits Federn immer bestimmt, größere Biegungen ohne Verbiegung zu ertragen. Die Leistung einer Feder wird durch deren Steifheit und Biegungsfähigkeit bestimmt.

Es bedarf nur geringen Nachdenkens, um zu erkennen, daß die mechanische Leistungsfähigkeit elastischer Pflanzentheile weit häufiger darin besteht, daß sie bei mehr oder minder bedeutender Steifheit fähig sind, bedeutende Biegungen ohne Schaden zu ertragen, als daß sie durch die Beschaffenheit und Anordnung des Materiales, aus dem sie bestehen, solche Biegungen von vorn herein unmöglich machen. Man beachte nur ein im Winde bewegtes Kornfeld oder einen Scirpushalm. Wo ist da die Ähnlichkeit mit einem Krahn oder einer Gitterbrücke?

Entsprechend der großen Mannigfaltigkeit der Bedingungen, unter denen die verschiedenen Pflanzenorgane existiren, findet man auch in ihrem Verhalten gegen biegende Kräfte große Verschiedenheiten. Neben Pflanzentheilen, die einer bedeutenden Steifheit nicht bedürfen, wohl aber einer ziemlich großen Biegungsfähigkeit (Wurzeln, Stämme von Kletterpflanzen und manche untergetaucht lebende Wasserpflanzen, Ranken, Bewegungsgelenke u. a.) findet man andere, die zwar sehr steif sind, aber nur äußerst geringe Biegungen vertragen, ohne zu zerbrechen (Cacteenstacheln, Brennhaare); in energischer Streckung begriffene Organe ermangeln niemals einer zwar nicht sehr bedeutenden Steifheit und Tragfähigkeit, dagegen sind sie bekanntlich so gut wie gar nicht biegungsfähig, so daß sie schon nach einer geringen Biegung nicht wieder in ihre vorige Form zurückkehren. Ein Gebilde, das sehr steif und tragfähig ist, braucht darum noch durchaus keine große Biegungsfähigkeit zu besitzen, wie uns dies jede Gitterbrücke zeigt, andrerseits hat aber natürlich ein Körper, der bei großer Biegungsfähigkeit sehr steif ist, auch eine große Tragfähigkeit, und von dieser Beschaffenheit sind die meisten Sprosse.

Natürlich ist es immer eine mißliche Sache, wenn man sich auf Grund der mikroskopischen Untersuchung einiger Quer- und Längsschnitte durch einen Pflanzentheil und vielleicht noch mit Hilfe von ein paar mikrochemischen Reaktionen eine Vorstellung von der mechanischen Leistungsfähigkeit der einzelnen Gewebe eines Pflanzenorganes bilden will. Das würde in vollkommen exakter Weise selbst dann nicht möglich sein, wenn man außer der Form, Dicke und Lage der einzelnen Zellhäute auch die relative Mächtigkeit und die Elastizitätskonstanten ihrer einzelnen Schichten sowie die Größe und Vertheilung der Spannungen, die in dem frei gedachten

Organ vorhanden sind, genau kennen würde. Ist es doch sogar unmöglich, die Biegungsfähigkeit eines homogenen isotropen spannungslosen Cylinders theoretisch zu bestimmen, wenn das Verhalten des Materiales, aus dem er besteht, bei Dehnung und Kompression genau bekannt ist. Es ist ja bekannt, daß auch innerhalb der Elastizitätsgrenze kein Körper vollkommen elastisch ist, daß ferner die Größe der bleibenden Dimensionsänderungen nicht der vorhergehenden Ausdehnung oder Zusammendrückung proportional ist. In einer gebogenen Stange sind, wie oben gezeigt wurde, die parallel der neutralen Faserschicht stattfindenden Längenänderungen der Elemente ihren Abständen von derselben proportional. Nach dem Aufhören der biegenden Kraft sind Elemente, die der neutralen Faserschicht nahe lagen, also überhaupt nur geringen Längenänderungen ausgesetzt waren, ebenso lang wie vor der Biegung. Der innere Theil der Stange würde daher, isolirt gedacht, wieder vollkommen gerade werden, während er jetzt durch die bleibenden Dimensionsänderungen, die in den weiter von der neutralen Faserschicht entfernten Theilen der Stange eingetreten sind, hieran gehindert wird. Spannungen zwischen den einzelnen Elementen der Stange sind also jetzt vorhanden, die aber je nach den Umständen sehr verschieden sein werden, so daß ihre Wirkung eine allgemeine Behandlung nicht zuläßt. Nur so viel ist klar: Die Krümmung, welche ein elastischer Körper ohne bleibende Verbiegung erträgt, ist unter sonst gleichen Umständen um so größer, je näher seine Elemente der neutralen Achse liegen und innerhalb je größerer Dimensionsänderungen dieselben als vollkommen elastisch angesehen werden können. Würden z. B. ein Rohr von kreisförmigen Querschnitt und eine cylindrische massive Stange aus demselben Materiale, beide von demselben äußern Durchmesser, gleich stark gebogen, so ist es klar, daß nachher die Verbiegung des Rohres bedeutender sein muß als diejenige der Stange. Es kann sogar der Fall eintreten, daß die Stange nachher wieder vollkommen gerade erscheint, während das Rohr in augenfälliger Weise verbogen ist. Während man zur Herstellung eines Trägers von bestimmter Tragfähigkeit bei möglichst geringem Materialaufwande darauf bedacht sein muß, die Hauptmasse des Materiales in einem solchen Abstande von der neutralen Faserschicht zu verwenden, daß die Dimensionsänderungen desselben bei der Biegung so groß werden, als sie nur werden können, ohne daß bleibende Längenänderungen von merklicher Wirkung eintreten, und ein Materialaufwand bei Herstellung von weiter nach innen gelegenen Konstruktionstheilen nur insoweit berechtigt ist, als dieselben dazu dienen, Änderungen in der Lage der gedehnten und gedrückten Theile (»Gurtungen«) des Trägers zu verhüten, ist die Konstruktion eines Körpers, der nicht bloß dieselbe Tragfähigkeit, sondern auch noch eine bestimmte, ziemlich große Biegungsfähigkeit haben soll, in völlig anderer Weise auszuführen. Wie man auch im Einzelnen

diese Aufgabe lösen wird, immer wird ein weit größerer Materialaufwand nöthig sein, als wenn es gilt, einen Träger von gleicher Tragfähigkeit herzustellen. Darum ist es eben auch ganz unzulässig, den Bau eines Pflanzenstengels mit der Konstruktion einer Brücke oder eines Thurmes aus Schmiedeeisen zu vergleichen. Denn ein Träger, hergestellt aus einem Material, dessen Elastizitätsmodulus zwar nur etwa $\frac{1}{10}$ von demjenigen des Eisens ist, das aber, um bis zur Elastizitätsgrenze gedehnt zu werden, eine 15 bis 22 mal so große Verlängerung als jenes gestattet[1]) (wo man also doch ohne alles Bedenken den Gurtungen wenigstens einen zehnmal so großen Abstand von der neutralen Faserschicht geben kann), würde sich, da $W = QD^2$, bei gleicher Tragfähigkeit aus »Bast« mit einem Materialaufwande herstellen lassen, der etwa $\frac{1}{10}$ von demjenigen ist, der für eine dasselbe leistende Konstruktion aus Schmiedeeisen erfordert wird. Das giebt bei Reduktion auf den gleichen Durchmesser für die Gurtungen der Konstruktion aus »Bast« eine Querschnittssumme, die, wenn wir diejenige der Eisenkonstruktion gleich 1 setzen, $\frac{1}{1000}$ ist. Entsprechend dem größeren Abstand der Gurtungen von der neutralen Schicht und dem kleineren Elastizitätsmodul der benutzten Substanz müßten natürlich die »Füllungen«, d. h. diejenigen Konstruktionstheile, die zur festen Verbindung der Gurtungen dienen, weit größeren Querschnitt haben als bei einer Eisenkonstruktion. Da das Gewicht der Füllungen einer eisernen Brücke von größerer Spannweite etwa $\frac{1}{2}$ von dem der Gurtungen beträgt[2]), würde also, wenn man eine Konstruktion mit Gurtungen aus Schmiedeeisen und Füllungen aus »Bast« herstellte, der Querschnitt der Füllungen etwa 5 mal so groß sein müssen als derjenige der eisernen Gurtungen. Nehmen wir nun in einem als Träger konstruirten Pflanzenorgan die Querschnittssumme der Füllungen 99mal so groß als diejenige der Gurtungen.[3]) Selbst in diesem Falle würde man als Gesammtquerschnitt aller mechanisch wirksamen Elemente, wenn man die Querschnittssumme aller Theile der Eisenkonstruktion gleich 1 setzt, 0,15 erhalten. Wäre Schwendener's Betrachtungsweise richtig, dann wären in sämmtlichen von ihm gemessenen und berechneten Fällen (s. oben in der Tabelle p. 163 die letzte Kolumne) die Pflanzentheile mit ganz unglaublicher Materialverschwendung konstruirt.

Je dünner ein Pflanzentheil ist, desto weiter können unbeschadet seiner Biegungsfähigkeit die gedrückten und gedehnten Partien von der neutralen Schicht entfernt sein. Ein polygonaler Querschnitt resp. vorspringende Kanten bedingen eine größere Steifheit als eine kreisförmige Quer-

---

1) Ich nehme hier Schwendener's Zahlen: Elastizitätsmodul des »Bastes« durchschnittlich 2000, Verlängerung bei einer Dehnung bis zur Elastizitätsgrenze 10 bis 15 pro mille. — Für Schmiedeeisen in Stäben ist der Elastizitätsmodul 20 000, die Verlängerung bei der Elastizitätsgrenze 0,67 pro mille (Weisbach p. 116).

2) Schwendener l. c. p. 21.

3) Das ist doch gewiß nicht zu wenig!

schnittsform. Aber je stärker die Kanten vorspringen, desto größer ist auch damit die Gefahr, daß die in ihnen liegenden Gewebe nach Biegungen bleibende Längenänderungen erleiden. Für dünne Pflanzenstengel von dieser Querschnittsform (Cyperaceen, Labiaten u. s. w.), ist wegen des geringen Abstandes aller Theile von der Mitte auch nach starken Krümmungen und bei der ungünstigsten Lage der Krümmungsebene diese Gefahr kaum größer, als für die ebenfalls mit vorspringenden Kanten versehene Basis eines mächtigen Baumstammes, bei dessen Steifheit große Krümmungen überhaupt ausgeschlossen sind.

Von allen Körpern mit kreisrundem Querschnitt gewährt bei gleichem Materialaufwande die hohle Röhre die größte Steifheit. Hohle Röhren sind z. B. die Sporangienträger der meisten Phycomyceten, die Schläuche der Siphoneen, viele Haare höherer Pflanzen. Das sind aber alles äußerst dünne Röhren. Bei größeren Pflanzenorganen dient immer ein mehr oder weniger bedeutendes Quantum von Material zur Herstellung von weiter nach innen liegenden Konstruktionstheilen. Daß die in diesem Theile gewöhnlich vorhandene Fächerung in ringsum geschlossene Zellen aus mechanischen Gründen nicht durchaus erforderlich ist, lehrt auch die Betrachtung solcher Pflanzen, denen sie mangelt. Es wird denselben mechanischen Anforderungen, denen bei anderen ähnlich gestalteten und unter gleichen Bedingungen lebenden Pflanzen der celluläre Bau ihrer Organe entspricht, bei den nicht cellulären Pflanzen genügt durch ein im Innern vorhandenes System von Stäben (Caulerpa) oder Platten, die nicht so gelagert sind, daß dadurch geschlossene Kammern entstehen (Halimeda, Codium, Galaxaura).

Je zahlreicher und je verschiedener die Anforderungen sind, denen ein Organ genügen muß, desto weniger kann man erwarten, Eigenschaften an demselben stark hervortreten zu sehen, die für die Erhaltung des Organes entbehrlich sind. Der Stiel eines Agaricus oder die Blumenblätter einer phanerogamischen Pflanze bedürfen weder großer Steifheit noch großer Biegungsfähigkeit, da während ihrer kurzen Lebensdauer die Wahrscheinlichkeit einer Beschädigung durch bedeutende Biegungen gering ist. Für Internodien, die sich in rascher Streckung befinden, würde ein hoher Grad von Biegungsfähigkeit nicht besonders nützlich sein, da sie in der Lage sind, durch äußere biegende Kräfte hervorgerufene Formänderungen leicht wieder durch Wachsthum auszugleichen.

Ehe man aber zu dem verzweifelten Schritte sich entschließt, zu sagen, daß Organe, wie die Palmenstämme und -blätter, die bei ihrer Größe und den gewaltigen Druckkräften, denen sie während eines Orkanes ausgesetzt sind, Erstaunliches leisten müssen, einen für ihre Biegungselastizität unvortheilhaften Bau hätten [1]), dürfte es sich doch empfehlen zu überlegen, ob denn der Vergleich mit Krahnen und eisernen Brücken, der zu diesem Resultat führte, ein besonders glücklicher war.

1) Haberlandt, »Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe« p. 646.



Man bekommt sofort vom anatomischen Bau eines Palmenstammes die richtige Vorstellung, wenn man bedenkt, daß die außerhalb des Hohlcylinders aus harten Geweben liegende weichere Rinde zur Erhöhung der Steifheit nicht unwesentlich beitragen muß, und zwar um so mehr, je zahlreicher die sie durchziehenden Sklerenchymfaserbündel sind. So vermindert sie den Betrag der unter der Wirkung biegender Kräfte eintretenden Formänderung, ohne andrerseits selbst nach relativ bedeutenden Biegungen bleibende Veränderungen zu veranlassen, während die innerhalb der härtesten Zone im Marke liegenden Stränge harten Gewebes zwar im allgemeinen um so weniger zur Steifheit beitragen, je näher sie der Mitte liegen, wohl aber das Zurückkehren in die vorige Gestalt nach dem Aufhören der Biegung wesentlich unterstützen. Bei SCHWENDENER's Standpunkt ist das Vorhandensein von Rindenbildungen bei Stammorganen mechanisch nicht erklärbar. Er muß daher nach anderen Erklärungen dieser so allgemein verbreiteten Erscheinung suchen, die man kurz als ein Zurückweichen der härteren Gewebe von der Oberfläche der Organe bezeichnen kann. In einem Falle lag diese Erklärung nahe, nämlich wenn die Rindenzellen chlorophyllhaltig sind: ausgiebige Assimilation ist nur bei peripherischer Lagerung der grünen Zellen möglich. Aber es giebt nur leider so ungeheuer viele Rinden mit fast farblosen Zellen, oder solche, die nur in den äußersten Zellschichten Chlorophyll enthalten. Soll man hier denn nun auch annehmen, irgend eine bis jetzt noch unbekannt gebliebene Funktion der farblosen Zellen erheische deren peripherische Lagerung?

Die in der Rinde vorkommenden Sklerenchymfaserstränge sollen hier ebenso wie in den Rinden der dikotyledonischen und gymnospermischen Holzgewächse und wie die im Marke nicht selten zu findenden, besonders in der Nähe der Gefäßbündel auftretenden Stränge, resp. Belege gleicher Art, lokalen mechanischen Zwecken dienen. Gegen Druckkräfte, die senkrecht zur Richtung der Fasern wirken [1]), oder gegen ihnen parallel gerichtete Schubspannungen [2]) sind dieselben ohnehin fast wirkungslos. Gegen Ausdehnung der Gefäßbündel in ihrer Längsrichtung giebt es aber bei gegebenem Abstande derselben von der Mitte nur ein wirksames Mittel, nämlich Erhöhung der Steifheit des ganzen Organes, denn die bei einer Biegung eintretende Verlängerung eines Elementes des gebogenen Körpers wird nur durch seinen Abstand von der neutralen Achse und durch die Größe des Krümmungsradius bestimmt, und zwar ist sie, wie oben gezeigt wurde, dem Abstande von der neutralen Axe direkt und der Größe des Krümmungsradius umgekehrt proportional. Sollen also Stränge aus Sklerenchym dazu dienen, schädliche Ausdehnungen des Cambiforms der Fibro-

1) SCHWENDENER, Schutzscheiden, p. 45.

2) SCHWENDENER, Mech. Princip, p. 47. Vergl. auch über diesen Gegenstand das weiter unten von mir bei Besprechung dieser Spannungen Gesagte.



vasalstränge zu verhüten, so müssen beide sich nicht aufsuchen, sondern im Gegentheil fliehen, der Bast muß an der Peripherie, die Fibrovasalstränge müssen möglichst nahe dem Centrum des Organes liegen.

Daß die Sklerenchymmassen so ganz gewöhnlich in unmittelbarer Nähe der Fibrovasalstränge vorkommen, scheint vielmehr einen ganz anderen Grund zu haben. Wenn eine Zellwand ein so bedeutendes und rasches Dickenwachsthum besitzt, bedarf sie natürlich reichlicher Zufuhr von Nahrungsstoffen; diese findet sie am reichlichsten in unmittelbarer Nähe der Gewebe, in denen diese Stoffe transportirt werden.

Übrigens findet man nicht bloß in der Rinde vieler Pflanzen ohne Anschluß an Fibrovasalmassen verlaufende Sklerenchymstränge, sondern auch im Marke[1]) kommen solche vor. DE BARY beschreibt den Verlauf der an diesem Orte in den Stämmen von Cyatheaceen[2]) vorhandenen. Sehr zahlreich sind solche Stränge auch in dem gleichen Gewebe der in Fig. 6 gezeichneten Blattscheide einer Musa. Hier tritt die Zone harter Gewebe fast bis an die Epidermis vor und geht nach innen zu ganz allmählich in das Mark über. In solchen Fällen sieht es dann manchmal aus, als sei gar keine Rinde vorhanden. Auf dem Querschnitt eines der unteren Internodien von einer alten Maispflanze findet man unterhalb der Epidermis, an die sich kleine Sklerenchymstränge anlehnen, 2 bis 3 Schichten dünnwandiger Zellen, die mit den genannten Geweben zusammen die Rinde bilden. Diese Rinde umgiebt einen festen Hohlcylinder aus Gefäßbündeln und dickwandigen, ziemlich engen, verholzten, parenchymatischen Zellen. Die Gefäßbündel haben besonders auf ihrer Innenseite dicke Sklerenchymbelege. Solche Belege findet man auch im Umfang der im Mark verlaufenden Gefäßbündel, und zwar sind dieselben um so dicker, je näher sie dem Umfange des Markes liegen.

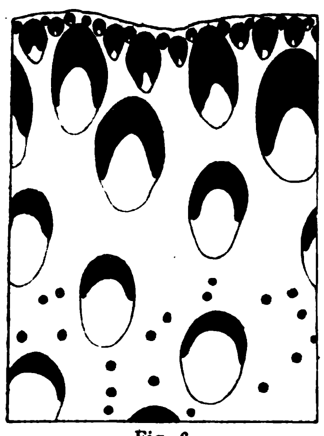


Fig. 6.

Die sehr biegungsfähigen Organe, deren harte Gewebe darum auch so weit als möglich von der Oberfläche entfernt sind (Wurzeln etc.), wurden schon oben erwähnt. Umgekehrt giebt es aber auch sehr steife Organe, deren harte Gewebe sich unmittelbar an die Epidermis anschließen und die darum der Rinde vollständig entbehren: die Stacheln von Agaven und Palmen, die Nadeln der Coniferen. Lederartige Blätter verdanken sogar in

1) Die Ausdrücke »Mark« und »Rinde« brauche ich hier ohne alle morphologische Nebenbedeutung zur Bezeichnung der innerhalb und außerhalb der Zone harter Gewebe liegenden weicheren Theile.

2) Vergl. Anat. p. 444 und 445.

der Regel ihre Steifheit vorwiegend der Epidermis, da hypodermale Faserbündel den meisten von ihnen fehlen.[1]) Daß die Blüthenschäfte von Corallorrhiza innata und die Achsen der sterilen Sprosse von Equisetum Telemateja, die durch ihren Standpunkt, und daß die unteren Theile der Internodien vieler Gramineen, die durch die Umhüllung mit steifen Scheiden gegen starke Biegungen geschützt sind, eine sehr weit nach außen gerückte Lagerung des Sklerenchyms haben, wird von SCHWENDENER (l. c. p. 106) erwähnt, aber in anderer Weise, als dieses hier geschehen ist, gedeutet.

Schließlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß, wo Collenchym und Sklerenchym in einem Organ zusammen vorkommen, ihre gegenseitige Lagerung (Collenchym außen; Sklerenchym innen) unserer Auffassung durchaus entspricht.

Gegenseitige Spannungen der Elemente gebogener Körper und deren Einfluſs auf ihre Biegungselastizität.

Bei Ableitung der Formel für die Steifheit eines geringen Biegungen unterworfenen spannungslosen isotropen geraden Körpers gingen wir von der Voraussetzung aus, daß die gegenseitige Lage seiner Elemente und deren Abstand von der neutralen Faser während der Biegung unverändert bleibe.

Untersuchen wir jetzt zunächst die durch die gegenseitigen Spannungen der Elemente hervorgerufenen Änderungen der Querschnittsform. Wird ein krummer Streifen ausgedehnt, so muß er gerade werden, wenn nicht ein gegen seine konkave Seite wirkender Druck dies verhindert, und er übt natürlich auf eine feste Unterlage, die ihn daran hindert, einen Druck aus, dessen Größe unter gegebenen Voraussetzungen berechnet werden kann. Es drückt also in dem Querschnitt eines gebogenen elastischen Körpers (Fig. 1 p. 153) jedes auf der konvexen Seite der neutralen Schicht liegende Element nach innen senkrecht gegen diese und ist selbst dem Drucke sämmtlicher weiter außen in derselben der Krümmungsebene parallelen Ebene gelegenen Elemente ausgesetzt. Am stärksten wirken diese Druckkräfte auf einen in der neutralen Schicht liegenden Streifen[2]), wo ihnen durch einen gleichen, aber entgegengesetzt gerichteten Druck das Gleich-

1) DE BARY, Vergl. Anat. p. 434.

2) Den Druck gegen eine Flächeneinheit der neutralen Faserschicht kann man folgendermaßen berechnen: Es sei x der Abstand eines Streifens von der neutralen Schicht, seine Dicke dx, der Krümmungsradius der elastischen Linie an dieser Stelle r, dem entsprechend die durch die Längenänderung des Streifens hervorgerufene spez. Spannung

$$p = \frac{x\,E}{r}.$$

Nach einer bekannten Formel (cf. NÄGELI, Stärkekörner p. 304) ist der einer tangen-



gewicht gehalten wird. Es drücken nämlich auch auf der konkaven Seite alle Elemente gegen die neutrale Schicht, da ein krummer Streifen, der einem in seiner Längsrichtung wirkenden Druck ausgesetzt ist, das Bestreben hat, seine Krümmung zu vergrößern und also, wenn er hieran gehindert wird, auf seiner konvexen Seite einen Druck ausübt. Die unter der Wirkung des Querdruckes und der Längsspannungen in massiven stabförmigen Körpern eintretenden Änderungen der Querschnittsform sind meist so gering, daß sie füglich vernachlässigt werden können; dies ist aber bei der Biegung eines Rohres oder eines Systems von verhältnißmäßig dünnen Platten durchaus nicht der Fall. Die hier eintretenden Änderungen der Querschnittsform haben Ähnlichkeit mit den Wirkungen einer in der Krümmungsebene stattfindenden Zusammendrückung des Körpers, nur muß man sich bei kreisförmigem Querschnitt den Druck nicht gleichmäßig wirkend denken, sondern derselbe ist in der durch die neutrale Axe gelegten Krümmungsebene am größten und nimmt von dort nach beiden Seiten hin ab. Natürlich hängt die Größe der an verschiedenen Punkten wirkenden Kräfte nicht bloß von der Form der elastischen Linie, die selbstverständlich für denselben Körper je nach der Größe, Vertheilung und Richtung der biegenden Kräfte sich ändert, sondern auch von der Form des Querschnittes und der Vertheilung des Materiales in ihm ab. Zur Orientirung über diese Veränderungen bei hohlen Röhren kann man recht gut weiche Gummischläuche [1]) oder über der Lampe erweichte Glasröhren verwenden. Man sieht da nicht bloß, daß mit zunehmender Biegung der Durchmesser des Rohres in der Richtung der Krümmungsebene immer kleiner wird, wobei

---

tialen Spannung p in einem Cylindermantel von der Dicke dx und dem Krümmungsradius $r + x$ entsprechende radiale Druck pro Flächeneinheit

$$k = \frac{p\,dx}{r+x} = \frac{E}{r}\,\frac{x\,dx}{r+x}.$$

Für eine Stelle, wo der Abstand der Oberfläche von der neutralen Schicht gleich a ist, findet man den Druck auf die Flächeneinheit dieser Schicht gleich

$$\frac{E}{r}\int_0^a \frac{x\,dx}{r+x} = \frac{E}{r}\left(a - r \log\text{nat}\,\frac{a+r}{r}\right)$$

Der Druck ist also stets kleiner als $\frac{Ea}{r}$, d. h. als die Längsspannung in den äußersten Schichten des gebogenen Körpers, und zwar um so mehr, je größer a im Verhältniß zu r ist.

Für einen im Innern liegenden Streifen, dessen Abstand von der neutralen Faser x ist, findet man

$$\frac{E}{r}\int_x^a \frac{r\,dx}{r+x} = \frac{E}{r}\left(a - x - r \log\text{nat}\,\frac{a+r}{x+r}\right).$$

Diese Rechnungen gelten auch für die Druckverhältnisse auf der konkaven Seite.

1) cf. SCHWENDENER l. c. p. 24.

der Querschnitt sich immer mehr verbreitert und abplattet, so daß er zuletzt sich der Biskuitform annähert, sondern man fühlt auch an dem abnehmenden Widerstande gegen die biegende Hand, daß, sobald diese Änderung hervortritt, die Steifheit entsprechend dem verminderten Abstande der Elemente von der neutralen Schicht abnimmt. Wird bei Versuchen mit einem wagerecht eingespannten Rohr, das durch allmählich gesteigerte Belastung gebogen wird, dieser Zustand erreicht, dann muß natürlich eine geringe Zunahme der Biegung plötzliches Einknicken zur Folge haben. Auch vorher macht sich die Abnahme des Biegungsmomentes (durch Verkleinerung von W) dadurch bemerklich, daß die Senkung des belasteten Endes nicht der Größe der Belastung proportional wächst, sondern eine raschere Zunahme zeigt[1]), während doch bei massiven Körpern in Folge der Richtungsänderung der einzelnen Querschnitte alsbald eine geringere Zunahme der Senkung eintritt.

1. Versuch:

Sägeblatt von 18 cm Länge, 5 mm Breite und 0,2 mm Dicke, horizontal eingespannt,

am freien Ende:					
	Belastung: (in g)	1	2	3	4
	Senkung: (in mm)	10,5	21,0	29,0	36,6

Elastische Nachwirkung war nicht bemerkbar.

2. Versuch:

Roggenhalm, 30 cm langes Stück aus dem obersten Internodium, horizontal eingespannt,

am freien Ende:				
	Belastung: (in g)	0,5	1	2
	Senkung: (in mm)	9,3	18,8	38,2

Ich ließ die Last, wegen der elastischen Nachwirkung, immer so lange wirken, bis die Zunahme der Senkung im Laufe mehrerer Stunden unmerklich (kleiner als $\frac{1}{10}$ mm) wurde, die nächste Belastung wurde erst vorgenommen, nachdem der Halm in seine vorige Lage zurückgekehrt war. Nach 24 stündiger Belastung mit 2 g dauerte dies fast 48 Stunden.

Während ein hohler Träger so konstruirt sein muß, daß die Änderungen der Querschnittsform auch bei den größten möglichen Biegungen doch immer verschwindend klein bleiben, ist für hohle Pflanzenstengel eine geringe Querschnittsänderung geradezu vortheilhaft, denn sie hat zur Folge, dass die Längenänderungen der Elemente geringer sind, als sie bei derselben Biegung und bei unveränderlichem Querschnitt sein müßten, und

1) Daneben wirkt natürlich auch die Disproportionalität in der Zunahme der spezifischen Ausdehnung und der spezifischen Spannung (s. oben).

daß somit um so größere Biegungen ohne bleibende Formänderung möglich sind, je leichter der gebogene Pflanzentheil die Höhe eines Querschnittes vermindert. Je mehr aber so die Biegungsfähigkeit zunimmt, desto kleiner wird auch die Tragfähigkeit bei wachsender Gefahr des Einknickens. Man findet darum Einrichtungen zur Verminderung der Querschnittsänderungen in allen größeren Pflanzenorganen. Schon in Pflanzenhaaren treten dieselben in Form von Quer- und Längswänden auf.

Schwendener hat diesen Gegenstand ziemlich eingehend behandelt.[1]) Er wies darauf hin, daß die Veränderungen des Querschnittes in einer Verminderung des Durchmessers parallel der Ebene des Druckes und in einer Vermehrung desselben parallel der neutralen Schicht bestehen, und daß also alle Zellwände, die quergerichtete Zug- oder Druckspannungen aufnehmen können, auch zur Erhaltung der Querschnittsform beitragen. In dieser Weise wirken nach Schwendener:

1) das Parenchym, das die Querverbindungen zwischen den einzelnen mechanisch besonders wirksamen Geweben bildet, und dessen Zellwände manchmal eine höchst auffallende Anordnung in Richtung der Linien des stärksten Druckes zeigen[2]);
2) die Fächerung der Luftgänge in den Stengeln von Sumpf- und Wasserpflanzen und die so häufig in diesen und anderwärts vorkommenden Anastomosen der Gefäßbündel;
3) das in den Luftgängen von Juncaceen und Cyperaceen vorkommende Fasergebälke und Schwammgewebe;
4) die Knoten der Gramineen.

Auch eine ganze Reihe von anderen Eigenthümlichkeiten des Baues von Pflanzenorganen hat den gleichen Nutzen: Die so überaus häufige Kammerung weiterer Fasern durch Querwände, die dicken, säulenartig die obere und untere Epidermis der Blätter von Olea fragrans verbindenden Sklerenchymfasern[3]), die Verstärkungen des Pallisadenparenchyms in den Blättern von Hakea nitida[4]) und Statice purpurea[5]), die radial nach außen laufenden und sich bis ins Cambium hinein fortsetzenden Cellulosebalken in den Tracheiden des Holzes von Pinus silvestris.[6]) Man erkennt sofort, daß die Wirkung derartiger radialer Stäbe ebensowohl erhöht wird, wenn man sie in der Querrichtung so dicht neben einander gestellt denkt, daß eine Querwand entsteht, als auch wenn sie, über einander gestellt, sich zu

1) l. c. p. 84 ff.

2) Über das Zustandekommen dieser Anordnung durch Wachsthum vergl. diese »Arbeiten« Bd. II p. 34.

3) De Bary, Vergl. Anat. p. 440.

4) Meyen »Die neuesten Fortschritte« Taf. V, 2. — H. v. Mohl, Verm. Schriften, Taf. VII, 2.

5) De Bary, Vergl. Anat. p. 441.

6) Sanio, Pringsheim's Jahrb. IX, p. 59.

einer Längswand zusammenschließen. Diese Längswände leisten natürlich auch allen andern Spannungen Widerstand, die bei der Zerlegung eine der Wandfläche gleichgerichtete Komponente liefern.

Schubspannungen, d. h. Spannungen, die durch gegenseitige Verschiebungen der Elemente hervorgerufen werden, treten ebenfalls stets in gebogenen Pflanzenorganen auf, und wir müssen deren Wirkung darum hier auch noch kurz besprechen. Sie stehen im engsten Zusammenhang mit den durch Dimensionsänderungen hervorgerufenen Spannungen. Nur in einem speziellen Falle würden in einem Pflanzentheile keine Schubspannungen beim Biegen entstehen, wenn nämlich seine Zellwände und seine harten Gewebe auf dem medianen Längsschnitt eine ähnliche Konfiguration zeigten wie die Kurven unserer Figur 7 [1]), und wenn die eintretenden Biegungen immer nur sehr geringe wären. Der in der Figur dargestellte Körper ist ein aufrechter parallelepipedischer Träger, dessen Gewicht vernachlässigt wurde und der durch eine an seiner Spitze in senkrechter Richtung zur Oberfläche angreifende Kraft gebogen wird, während er an seiner Basis befestigt ist. Da Verschiebungen zwischen 2 einander unendlich nahen Elementen im Innern eines gebogenen Körpers nur dann stattfinden, wenn deren Dimensionsänderung ungleich ist, so findet man dementsprechend als die Flächen, in denen diese Verschiebungen verschwindend klein werden, diejenigen, in denen die Änderung des Abstandes zweier materiellen Punkte des gebogenen Körpers entweder ein Maximum oder ein Minimum ist. In jeder nach der konkav werdenden Seite sich hinüberneigenden Kurve findet Ausdehnung statt, in der Richtung der dazu senkrechten und dementsprechend gegen die konvex werdende Seite verlaufenden Kurven dagegen Kompression. Die Größe der Dimensionsänderungen und diejenige der ihnen entsprechenden Spannungen soll durch die ungleiche Dicke der Linien angedeutet werden. Natürlich ist der Verlauf dieser Kurven je nach der Form und den Größenverhältnissen des gebogenen Körpers und nach der Wirkungsweise der biegenden Kräfte ein anderer, doch bleibt der Charakter von selbst unter sehr verschiedenen Voraussetzungen ausgeführten Konstruktionen im wesentlichen immer derselbe.

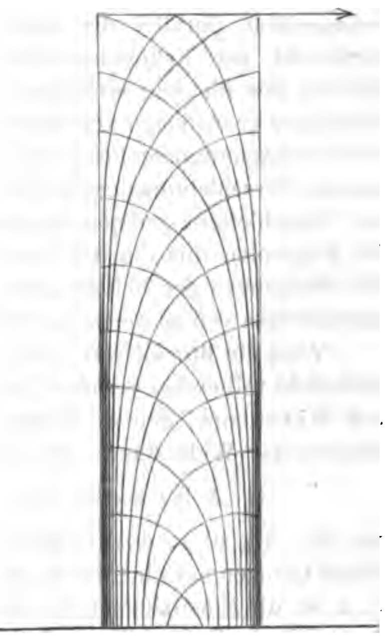


Fig. 7.

1) Eine Kopie von SCHWENDENER's Fig. 8.

Nur dann ist ein Träger mit möglichst geringem Materialaufwande hergestellt, wenn die einzelnen Konstruktionstheile in der Richtung der eben erwähnten Maximal- und Minimalspannungen angeordnet sind. Da aber die Pflanzenorgane, die unter normalen Bedingungen großen Biegungen unterworfen sind, als Träger nicht betrachtet werden dürfen, so kann es uns auch nicht wunder nehmen, daß SCHWENDENER in denselben eine Anordnung der Theile nach Richtung der genannten Kurven mit Bestimmtheit nicht nachweisen konnte. [1])

Ebenso wie man sämmtliche Dilatationen betrachten kann als resultirend aus den in 3 zu einander senkrechten Richtungen (in der Krümmungsebene parallel der neutralen Schicht und senkrecht zu ihr und senkrecht zur Krümmungsebene) stattfindenden, so kann man auch die bei der Biegung eintretenden Verschiebungen auf ein System rechtwinkliger Koordinaten von derselben Lage beziehen. Damit sind denn auch die Schubspannungen bestimmt, falls es gestattet ist, sie als den sie bedingenden Verschiebungen proportional zu betrachten, und die einer bestimmten Verschiebung entsprechende Spannung bekannt ist. Wir betrachten im Folgenden nur die der neutralen Achse parallele Schubspannung, da die Wirkungen der beiden andern für die Beurtheilung der vorliegenden Verhältnisse von zu geringem Belang sind.

Wird ein Bündel von parallelen, nicht mit einander verbundenen und sich nicht reibenden geraden Stäben gebogen, so ist, wie leicht ersichtlich, der Widerstand, den es dieser Formänderung entgegensetzt, gleich der Summe der Widerstände der einzelnen Stäbe und wird gemessen durch

$$\Sigma\, WE = W_1\, E_1 + W_2\, E_2 + W_3\, E_3 + \cdots,$$

wo W_1, W_2 u. s. w. die Maße der Biegungsmomente für die einzelnen Stäbe bezogen auf eine durch ihren Schwerpunkt gehende Achse und E_1, E_2 u. s. w. die Elastizitätsmoduli der Substanzen sind, aus denen sie bestehen. Die Steifheit eines solchen Systems von Stäben ist unter sonst gleichen Umständen um so geringer, je dünner jeder von ihnen ist, um so größer ist aber auch die Biegungsfähigkeit des Ganzen.

Sind dagegen die einzelnen Stäbe so fest mit einander verbunden, daß die gegenseitigen Verschiebungen derselben, die beim Biegen parallel der nunmehr gemeinsamen neutralen Achse eintreten, vernachlässigt werden können, so daß also jeder Stab nicht nur eine der Biegung des Ganzen gleiche Biegung, sondern daneben noch eine durch seine Lage zur neutralen Schicht bestimmte Längenänderung erleidet, dann ist der Widerstand, den ein Stab vom Biegungsmoment $W_1\, E_1$, dessen Querschnittsfläche an einer bestimmten Stelle F_1 ist, bei einem Abstande D_1 ihres Schwerpunktes von der neutralen Schicht, einer Biegung entgegensetzt, zu messen durch

$$(F_1\, D_1{}^2 + W_1)\, E_1.$$

1) l. c. p. 33.

Bei dünneren Stäben und besonders solchen, deren Abstand von der neutralen Achse nicht allzuklein ist, hat $F_1 D_1^2 E_1$, das Moment der aus der Längenänderung resultirenden Kraft, einen weit größeren Werth als $W_1 E_1$; je mehr dies aber der Fall ist, desto fester muß natürlich auch der Stab mit den weiter nach innen liegenden verbunden sein, wenn größere Verschiebungen zwischen ihnen unmöglich gemacht werden sollen. Jeder Stab ist ja aber auch gewöhnlich noch mit weiter nach außen gelegenen Stäben verbunden, die entsprechend ihrer Längenänderung ihm eine Verschiebung ertheilen, die der aus seiner eigenen Längenänderung resultirenden gleichsinnig ist. Dementsprechend sind die Schubspannungen in den von der neutralen Achse entferntesten Elementen 0 und wachsen von dort bis zur neutralen Schicht, in der sie ihr Maximum erreichen, da die Verschiebungen sämmtlicher Elemente der konvexen Seite in entgegengesetztem Sinne erfolgen als diejenigen, denen die Elemente der konkaven Seite unterworfen sind. In speziellen Fällen kann übrigens die Schubspannung längs der neutralen Schicht eines gebogenen Körpers kleiner sein als zwischen anderen ihr parallelen Schichten, wenn nämlich der Körper in der neutralen Schicht einen viel größeren Durchmesser hat als in den anderen Schichten. Nur wenn die longitudinalen Verschiebungen in einem System von Stäben oder Platten, die der neutralen Achse parallel sind, verschwindend klein sind, kann man das Biegungsmoment jedes einzelnen Stabes oder jeder einzelnen Platte in der eben angegebenen Weise berechnen, und dann durch Summirung das Biegungsmoment des Ganzen finden. Treten aber so namhafte Verschiebungen auf, daß es nun nicht mehr gestattet ist, die Längenänderungen der einzelnen Theile des gebogenen Körpers ihren Abständen von der neutralen Schicht proportional zu setzen, da dieselben ja in Folge der Verschiebungen kleiner ausfallen, so ist in Folge dessen die Biegungsfähigkeit eines Körpers um so größer, je leichter seine Theile bei einer Biegung sich in longitudinaler Richtung verschieben. Das Umgekehrte gilt natürlich von der Steifheit. Für die letztere können daher frei in den Interzellularräumen parallel der Längsrichtung eines Organes verlaufende Sklerenchymfasern, wie man sie in einer ganzen Anzahl von Aroideen und in Mark und Rinde der Rhizophora-Arten findet[1]), offenbar viel weniger leisten als solche, die sich im festen Gewebeverbande finden, dafür aber gestatten sie auch viel bedeutendere Biegungen der Organe, ohne bleibende Formänderungen derselben zu bedingen. Ebenso findet man so äußerst häufig in Pflanzenorganen die harten Gewebe nicht zu einem Ganzen verschmolzen, sondern die einzelnen Stränge oder Platten sind durch weicheres Parenchym verbunden, das selbsverständlich viel bedeutendere Verschiebungen derselben gestattet. Figur 8 (S. 182), ein Querschnitt durch ein Gefäßbündel und dessen Umgebung aus dem inneren Gewebe

---

1) De Bary, Vergl. Anat. p. 233 und 234.

des Stammes einer Bambusa, zeigt, daß unter Umständen diese Zerklüftung der harten Gewebe sehr weit gehen kann: vier getrennte Sklerenchymstränge liegen den 4 Seiten des Gefäßbündels an, das außerdem sowohl innen als auch außen von 2 mächtigen, rings von Parenchym umgebenen Sklerenchymsträngen begleitet wird. Überall in der innern Hälfte des Stammquerschnittes findet man den auf der Innenseite der Gefäßbündel gelagerten und durch Parenchym von denselben getrennten Sklerenchymstrang, während der äußere Sklerenchymstrang nur bei einzelnen Gefäßbündeln vorkommt. Entsprechend der Vertheilung der Schubspannungen werden die eingeschobenen Parenchymlamellen um so dünner, je näher das Gefäßbündel der Oberfläche des Stammes liegt, und verschwinden etwa in der Mitte zwischen dem innern und äußern Umfange des ringförmigen Stammquerschnittes vollständig. [1])

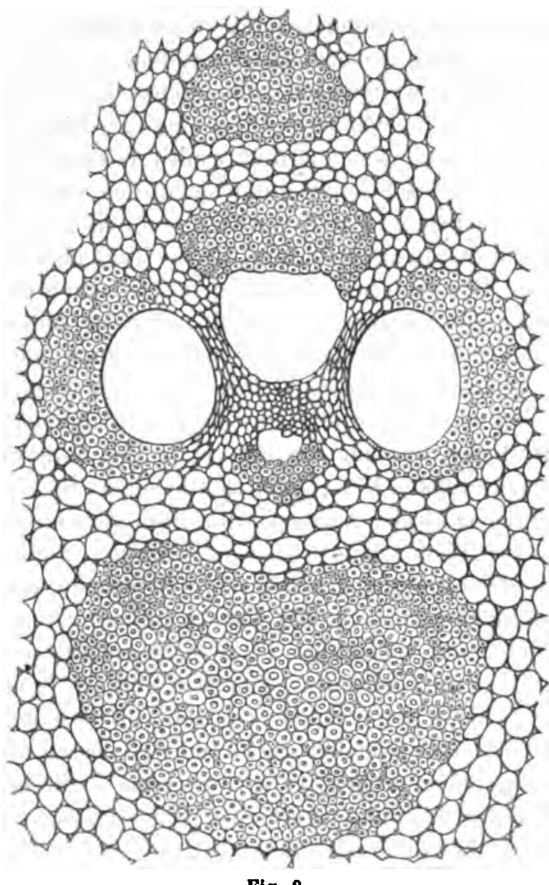


Fig. 8.

Je größer der Widerstand ist, den ein peripherisch gelagertes Gewebe einer Änderung seiner Länge entgegensetzt, desto größer müssen selbstverständlich auch die Schubspannungen sein, die beim Biegen zwischen ihm und den inneren Geweben entstehen, was SCHWENDENER offenbar übersehen hat, denn er vermuthet (l. c. p. 67), daß die rindenständigen Bast-

1) SCHWENDENER sprach l. c. p. 65 die Vermuthung aus, daß diese Einrichtung eine mechanische Bedeutung, über deren Natur er freilich im Unklaren blieb, haben könne. Über die Bedeutung, die SCH. diesen Parenchymlamellen für Diffusionsbewegungen von Nahrungsstoffen zuschrieb, vergl. FALKENBERG, »Vergl. Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane von Monocotylen« p. 156.

bündel in den Palmenstämmen »das Zerreißen oder Abschieben der Rinde beim Biegen des Stammes . . . verhüten sollen.«

Anhang: Körper gleichen Widerstandes.

Einen Körper, in dem unter dem Einfluß formändernder Kräfte von bestimmter Richtung und Vertheilung überall gleichzeitig eine bleibende Formänderung eintritt, nennt man in Bezug auf diese Kräfte einen Körper gleichen Widerstandes.

Wie leicht ersichtlich, ist unter allen Formen, die man einem in bestimmter und stets in gleicher Weise in Anspruch genommenen Träger geben könnte, diejenige des Körpers gleichen Widerstandes dadurch ausgezeichnet, daß sie bei möglichst geringem Materialaufwande die größte Tragfähigkeit gewährt. Würde z. B. bei Herstellung eines Wagebalkens an den Enden mehr Material verwandt als der Anforderung, daß derselbe ein Körper gleichen Widerstandes sei, entspricht, so wäre das natürlich vollkommen unnütz, denn man könnte die Belastung der Wage doch nicht weiter steigern, als bis an einer Stelle die Grenze der Biegungselastizität erreicht ist. Damit der Wagebalken aber überall die gleiche Sicherheit gewährt, muß die Tragfähigkeit der einzelnen Querschnitte dem Momente der auf sie bezogenen biegenden Kräfte proportional wachsen. Man giebt also den einzelnen Querschnitten des Wagebalkens eine solche Form, daß in allen die Längenänderung der äußersten, von der neutralen Schicht am meisten entfernten Elemente bei einer Biegung dieselbe ist, und also auch das innerhalb der Elastizitätsgrenze zulässige Maximum überall gleichzeitig erreicht wird. Da die Biegungen eines belasteten Wagebalkens immer äußerst geringe sein müssen, kann man die Rechnung, welche seiner Konstruktion zu Grunde gelegt werden muß, auf Grund des oben über das Biegungsmoment homogener gerader isotroper Körper Gesagten ausführen. Wenn man auch so keine absolute Genauigkeit erreicht (vgl. oben p. 170), so ist doch die Annäherung an die Wirklichkeit für den vorliegenden Zweck groß genug.

Natürlich kann ein elastischer Körper immer nur für eine ganz bestimmte Vertheilung der biegenden Kräfte ein Körper gleichen Widerstandes sein. Soll z. B. ein Körper, dessen Dicke überall dieselbe ist, dessen Querschnitte Rechtecke sind und der, während er an der Basis horizontal befestigt ist, einen auf seine Spitze wirkenden vertikal nach unten gerichteten Druck auszuhalten hat, ein Körper gleichen Widerstandes sein, so muß seine Grundfläche dreieckige Form haben (Fig. 9), während man derselben, wenn er einem gleichmäßig über seine Oberfläche vertheilten, vertikal nach unten gerichteten Druck ausgesetzt ist, die in Fig. 10 gezeichnete Form

A B C

Fig. 9.

A B C

Fig. 10.

geben muß[1]). Die Kurven *AB* und *AC* sind Schenkel von Parabeln, deren Scheitel bei *A* liegt und deren Hauptachse parallel *BC* ist.

Der Ausdruck »Träger gleichen Widerstandes« ist völlig nichtssagend, sobald nicht die Wirkungsweise der biegenden Kraft dabei angegeben wird, denn ein Körper, der für alle biegenden Kräfte ein Körper gleichen Widerstandes sei, ist eben doch ganz unmöglich. Darum war es mir recht befremdlich, daß SCHWENDENER immer schlechthin von »Trägern gleichen Widerstandes« redet.[2]) Ich merkte aber bald, daß damit immer nur Träger gleichen Widerstandes gegen an der Spitze rechtwinklig angreifende biegende Kräfte gemeint sind. Daß der Ausdruck »Träger« im Sinne der Technik auf die meisten Pflanzenorgane nicht anwendbar ist, glaube ich hinreichend dargethan zu haben, es erübrigt also nur noch eine kurze Betrachtung der Frage, ob die besonders tragfähigen Pflanzenorgane für die biegenden Kräfte, denen sie im normalen Verlauf ihres Lebens ausgesetzt sind, Körper gleichen Widerstandes sind.

Nur muß man nicht glauben, daß diese Frage, wie SCHWENDENER[3]) dies gethan hat, durch Rechnungen erledigt werden könne. Um denselben auch nur annähernd den nöthigen Grad von Genauigkeit zu geben, wäre denn doch nöthig, daß man die Vertheilung der auf das zu untersuchende Pflanzenorgan wirkenden biegenden Kräfte, alle Einzelheiten seines anatomischen Baues und die Elastizität seiner Zellhäute, die doch ganz sicher nicht für alle Querschnitte in den entsprechenden Geweben dieselbe ist, genau kennte.

SCHWENDENER spannte Halme von Juncus glaucus und solche von Molinia coerulea wagerecht ein, und beobachtete dann die bei einer Belastung der Spitze (deren Größe und Dauer nicht angegeben wird (?), statt dessen werden die Senkungen auf 10 und im 2. Falle auf 20 g reduzirt) in verschiedenen Abständen von der Basis eintretenden Senkungsgrößen, ferner wurden noch die Durchmesser des Stengels an mehreren Stellen bestimmt. Die letzteren Werthe wurden mit den für die entsprechenden Abstände von der Basis berechneten Durchmessern eines massiven homogenen »Trägers gleichen Widerstandes« gegen einen auf seine Spitze wirkenden quergerichteten Druck verglichen. Es mußte, um leidliche Übereinstimmung zu erzielen, die Länge des Trägers im ersteren Falle 300 mm, im zweiten 200 mm größer genommen werden als diejenige des untersuchten Objektes. Selbst wenn die Übereinstimmung der Zahlen eine größere gewesen wäre, beweist dieselbe durchaus nichts. Oder kann man Binsenstengel und Grashalme als homogene Körper ansehen?[4]) Zum Vergleich mit

1) cf. WEISBACH l. c. p. 538 und 541.

2) Die Wirkung dieser Unklarheit kann man recht hübsch bei WESTERMAIER (Beitr. z. Kenntn. d. mech. Gewebesyst.« Ber. d. Berl. A. d. W. 20. Januar 1881) p. 67 beobachten.

3) l. c. p. 94 ff.

4) Über die großen Verschiedenheiten im anatomischen Bau von Basis und Spitze der Halme von Juncus glaucus vergl. SCHWENDENER l. c. p. 101.

den beobachteten Senkungsgrößen wollte Schwendener doch offenbar die Senkungsgrößen der elastischen Linie des von ihm berechneten Trägers bestimmen, hat aber leider dieselben für ein System von hinter einander gestellten ungleich dicken Cylindern berechnet[1]), denn die Formel $S = \frac{Pl^3}{3WE}$ gilt doch nicht von jedem beliebigen Träger, sondern bekanntlich nur von prismatischen Stäben, und man wird doch wohl nicht ein 300 mm langes, sich verjüngendes Stück von kreisförmigem Querschnitt, das an der Basis 2,06, an der Spitze dagegen 1,7 mm Durchmesser hat[2]), einen Cylinder nennen wollen!

Auch die Fichtenstämme unterlagen einer derartigen Behandlung. Wie Schwendener seine Behauptung: »Große schön gewachsene Fichtenstämme sind annähernd Träger von gleichem Widerstande«[3]), aus dem Resultat seiner Berechnung herleiten will, wonach an einem Fichtenstamm, wenn derselbe ein Träger gleichen Widerstandes ist, die Dicke der Jahresschichten in der Höhe von 30—36 m über dem Boden doppelt so groß sein muß, als in der Höhe von 0—6 m, während er die Beobachtung von Sanio[4]) citirt, daß die Jahresschichten »oben wie unten ungefähr dieselbe Mächtigkeit haben«, ist mir unbegreiflich. Wem es Vergnügen macht zu wissen, ob ein Fichtenbaum ein solcher Körper gleichen Widerstandes sei, der braucht denselben ja nur an der Spitze zu fassen und ihn seitwärts zu biegen.[5]) Da sieht man dann, daß durch einen Zug, der in 1 m Entfernung von der Spitze keine merkliche Bewegung hervorruft, schon nach einer Dauer von wenigen Minuten der Wipfel eine bleibende Verbiegung erleidet. Es ist ja durchaus nicht unwahrscheinlich, daß ein Fichtenstamm annähernd ein Körper gleichen Widerstandes gegen die Kräfte sei, die auf ihn wirken, wenn der Wind den Baum erfaßt. Wie soll man aber darüber Versuche machen?

Um zu erfahren, ob ein Pflanzentheil ein Körper gleichen Widerstandes gegen eine an seiner Spitze rechtwinklig zu seiner Achse angreifende biegende Kraft sei, spannte ich ihn mit Hilfe von Schraubstock und Schraubzwinge so ein, daß er wagerecht dicht über der Fläche eines Tisches sich befand, auf dem ein großes Blatt Papier ausgespannt war. Nachdem mit einem scharfen Bleistift der Umriß einer Seite des Pflanzentheils gezeichnet war (Fig. 11, *a*), wurde er mit Hilfe eines um seine Spitze geschlungenen Fadens, der immer senkrecht gegen die Richtung der Spitze gespannt gehalten wurde, langsam gebogen und dann so einige Minuten lang festgehalten. Nachdem dann abermals der Umriß gezeichnet war (Fig. 11, *b*), wurde

1) l. c. p. 99 und 100.
2) l. c. p. 99.
3) l. c. p. 161.
4) In Pringheim's Jahrb. VIII.
5) Ich that dies mit mehreren etwa 4 m hohen Fichten, neben die ich mir eine freistehende Leiter stellen ließ.

die den Faden haltende Nadel entfernt, der Faden mit einer scharfen Scheere abgeschnitten, und der Pflanzentheil sich selbst überlassen. Wenn dann endlich die elastische Nachwirkung unmerklich wurde, d. h. die Spitze im Laufe von 20 Minuten ihre Stellung nicht mehr änderte, was gewöhnlich erst mehrere Stunden nach der Biegung der Fall war, wurde wiederum eine Zeichnung gefertigt (Fig. 11, *c*), und nun von dieser mittelst Pauspapier eine genaue Kopie genommen, die auf die Zeichnung des ungebogenen Körpers gelegt wurde, so daß man dann erkennen konnte, an welchen Stellen bleibende Formänderungen stattgefunden hatten [1]).

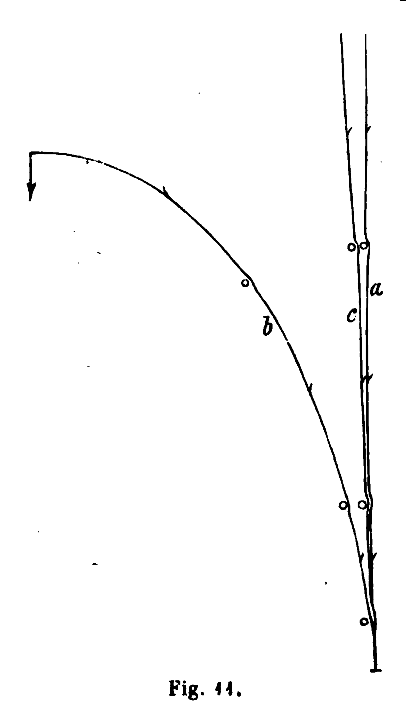


Fig. 11.

Es ist mir aber nicht gelungen, ein Pflanzenorgan zu finden, das ein Körper gleichen Widerstandes gegen biegende Kräfte der bezeichneten Art ist. Besonders mit Getreidehalmen (Roggen und Weizen) machte ich derartige Versuche. Ich wurde dazu nicht durch die »eleganten Krümmungen« [2]) bewogen, wohl aber durch die Überlegung, daß, wenn irgendwo, so gewiß hier eine solche Vertheilung der Tragfähigkeit zu finden sei, da die schweren Ähren dem Winde eine nicht unbeträchtliche Fläche darbieten. Wegen der Nachwirkung schnitt ich die Ähren 24 Stunden vor dem Versuch ab und stellte die Halme so lange aufrecht in Wasser. Während des Versuches wurden sie durch Umwickeln des basalen Endes mit nasser Watte frisch erhalten. Die Blätter wurden vor dem Versuch entfernt, dagegen deren Scheiden natürlich am Halme belassen. Fig. 11 ist nach einer so erhaltenen Skizze von einem Roggenhalm gezeichnet, der vor etwa 3 Wochen geblüht hatte und zur Zeit der Untersuchung (24. Juni) in der Ähre Körner von 5 bis 8 mm Länge hatte. Nach derartigen Biegungen war eine Formänderung in allen Knoten aber n u r h i e r bemerkbar, nach geringeren Biegungen dagegen nur in den unteren Knoten. Die Knoten sind in der Zeichnung, wie ich dies auch immer bei Anfertigung der Skizzen that, durch Kreise markirt. Das obere Internodium, allein in derselben Weise behandelt, zeigte immer zuerst an seinem unteren, innerhalb der Blattscheide befindlichen Ende bleibende Verbiegungen.

---

1) Die Methode gleicht der von Sachs (diese »Arb.« Bd. I, p. 393) bei Biegungsversuchen mit Wurzeln angewandten.

2) Schwendener l. c. p. 99.

Versuche mit blühenden Weizenhalmen hatten dasselbe Resultat.

Bei älteren Roggenhalmen (Länge der noch weichen Körner durchschnittlich 10 mm) von demselben Standort erlitten die Kurven selbst nach bedeutenden Biegungen keine bemerkbaren bleibenden Veränderungen. Die erste bleibende Veränderung nach der Biegung fand jetzt in dem dünnen Theil des obersten Internodiums statt, wo dasselbe nicht von der Scheide bedeckt war. Daneben findet man freilich bisweilen auch eine geringe bleibende Krümmung des ganzen Halmes.

IX.

Über die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben.

Von

Dr. **Fritz Noll,**

Assistent am Botan. Institut zu Heidelberg.

I. Theil. Mit 48 Figuren in Holzschnitt.

Über die Gesetzmäßigkeit, welche in der räumlichen Lage der Befruchtungs- und Fortpflanzungsorgane vieler höherer Pflanzen zu erkennen ist, über die Abhängigkeit ihrer Stellung insbesondere von der Richtung der Schwere und des Lichtes, liegen bereits zahlreiche Angaben in der Fachliteratur vor.[1])

---

1) Nach den vorbereitenden Arbeiten von

BONNET, Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. Gottingue et Leide. 1754. II. mémoire: De la Direction et du retournement des feuilles. l. c. pag. 77.

DUTROCHET, Mémoires pour servir à l'histoire anatom. et physiolog. des végétaux et des animaux. Paris 1837. Tome II.

über die Stellung der Laubblätter und vegetativen Sprosse waren es vor allem die folgenden Arbeiten, welche zum heutigen Stand unsrer Kenntniß dieser Verhältnisse geführt haben:

FRANK, A. B., Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868.

DE VRIES, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile. In SACHS' Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg. Leipzig 1874. Bd. I. pag. 223.

VÖCHTING, H., Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882. —

Bemerkungen mehr gelegentlicher Natur über diese Dinge finden sich noch in folgenden theils schon früheren Werken:

HANSTEIN, J. VON, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Sammlung von Vorträgen herausgeg. von FROMMEL u. PFAFF. Heidelberg 1880. pag. 273 (pag. 149 des III. Vortrags).

HANSTEIN, J. VON, Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie. IV. Bd. 3. Heft: Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen. pag. 150.

DARWIN, CHARLES und FRANCIS, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von V. CARUS. Stuttgart 1881.

WIESNER, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. II. Theil. In den Denkschriften d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Klasse. 43. Bd. Wien 1882.

Wie das Studium der citirten Abhandlungen lehrt, beziehen sich diese Angaben aber fast ausschließlich auf Blüthen mit regelmäßigem aktinomorphen Baue. Es ist deshalb nicht nöthig, näher auf diese Literatur einzugehen, nur das sei hier hervorgehoben, daß die Bemühungen der genannten Autoren zu folgenden allgemeinen Resultaten geführt haben: Knospen, Blüthen und Früchte einer großen Anzahl von Pflanzen nehmen eine ganz bestimmte sogenannte fixe Lage gegen die Richtung wirkender Massenanziehung und wirksamer Lichtstrahlen an. Neben dem Geotropismus und Heliotropismus veranlassen besondere Lagen der Fortpflanzungsorgane das eigene Gewicht, die Belastung getragener Theile und innere Wachsthumsvorgänge, die sich als Nutationen, Epi- und Hyponastie geltend machen.

Zygomorphe Blüthen finden in der genannten Literatur nur gelegentlich eine kurze Erwähnung. Diese beschränkt sich dabei allermeist auf ganz allgemeine Eigenschaften wie Heliotropismus und Nutationen, ohne daß irgend welches Gewicht auf den dorsiventralen Bau und die dadurch bedingte eigenartige Orientirung dieser Gebilde gelegt wird. Nur Hofmeister und Pfitzer haben diesen wesentlichen Punkt bereits berührt, indem sie die Torsionen umgekehrter symmetrischer Blüthen berücksichtigten. [1])

Auf den dorsiventralen Charakter [2]) der hier gewählten Blüthenobjekte habe ich bei der vorliegenden Behandlung der Sache den Hauptwerth gelegt, so daß ich dieselbe als einen kleinen Beitrag zur Kenntniß der Orientirungsbewegungen dorsiventraler Gebilde überhaupt betrachte. Von diesem Gesichtspunkte aus wird es sich rechtfertigen, wenn am Schlusse der Arbeit die Bewegungen der zygomorphen Blüthengebilde mit denen einiger Laubblätter vergleichend betrachtet und die gemeinsamen Züge im Charakter derselben näher beleuchtet werden.

Wenn wir nach diesen einleitenden Bemerkungen über den Stand unserer Kenntnisse in dieser Beziehung zur Sache selbst übergehen, so wird es gut sein, zunächst einige Versuche mit radiär gebauten Blüthen zu betrachten. Diesen einfacheren Fällen, welche noch einmal an realen Dingen das vor Augen führen werden, worum es sich überhaupt hier handelt, wird sich dann ganz von selbst die Besonderheit symmetrischer Blüthengebilde gegenüber stellen.

---

1) Die betreffenden Literaturangaben, auf welche wir später eingehender zurückkommen, finden sich in

Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. pag. 626.

Pfitzer, E., Beobachtungen über Bau und Entwickelung der Orchideen. 4. Über die Umdrehung der Orchideenblüthen. In den Verhandlungen des naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg. Neue Folge. Zweiter Band. Erstes Heft 1877. pag. 19.

Desgl. in seinem Werke: Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882. pag. 54. 55. 132.

2) Vergl. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arb. Bot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1882. pag. 226.

Als ein besonders instruktives Objekt nehmen wir zunächst einmal einen kräftigen Blüthenstand von Epilobium angustifolium L. zur Hand. Wir bemerken hier an dem Gipfel die jüngsten Knospen in einem Büschel aufwärts gerichtet; darunter stehen dann ältere Knospen, welche eine annähernd horizontale Richtung angenommen haben, und diesen folgen dann weiterhin solche, die schlaff herabzuhängen scheinen. Noch ältere Knospen werden dann durch eine Aufwärtsbewegung des kurzen Stieles wieder gehoben. Der dabei noch immer knieförmig nach unten angesetzte Fruchtknoten hebt sich darauf in gleicher Weise, so daß schließlich die offenen Blüthen gleich den jüngsten Knospen aufwärts gerichtet sind. (s. Fig. 1.)

Beugt man einen solchen Blüthenstand an der Pflanze vorsichtig um und erhält denselben durch geeignete Vorrichtung in dieser verkehrten Lage, so bemerkt man zunächst, daß alle Theile eine geraume Weile in der ursprünglichen relativen Lage zum Stengeltheile, dem sie inserirt sind, verharren: Ein Zeichen, daß die Gewebe steif genug sind, die Lasten in der gegebenen Lage zu erhalten. Nach wenigen Tagen findet man jedoch die Knospen wieder abwärts, die Blüthen schräg aufwärts gerichtet, sie sind in ihre frühere Lage zum Horizonte zurückgekehrt, indem sie die zu ihrer Insertionsaxe verließen. (Fig. 2.)

Fig. 1. Fig. 2.

Diesem Verhalten von Knospen und Blüthen, eine ganz bestimmte Lage zu ihrer Umgebung anzunehmen, begegnen wir bei bei einer großen Anzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Familien. — Wie die Einzelblüthen in dem oben betrachteten Falle, so verhalten sich andrerseits auch die dichtgedrängten Blüthenköpfe von Compositen, Campanulaceen (Phyteuma, Jasione), Aggregaten (Scabiosa) u. a., welche ja auch der Laie als Einzelblüthen aufzufassen geneigt ist.

Eine ganz ähnliche höhere Einheit stellen die Blüthenstände der Umbelliferen, die Dolden, dar; nur mit dem Unterschiede, daß hier die Blüthen alle lang gestielt sind und überhaupt ein umfangreicher Stielapparat zur Ausführung von Bewegungen vorhanden ist. Es wird sich deshalb lohnen,

diese Blüthenstände etwas näher zu betrachten. Ein kräftiger Blüthenschaft von Heracleum persicum trägt an seinem Ende eine zusammengesetzte Dolde, d. h. eine Dolde, die sich aus einzelnen Döldchen zusammensetzt. Dicht unter dieser großen endständigen Dolde des Hauptschaftes entspringen dann meist Seitenverzweigungen, welche ebenfalls zusammengesetzte Dolden tragen, die sich gewöhnlich in etwa gleicher Höhe mit der des Hauptschaftes entfalten. Diese Seitenzweige seien als Doldenträger bezeichnet. Hauptschaft, Doldenträger, Doldenstiele und Blüthenstiele geben den Bewegungsapparat für die Blüthencongregation ab. Denn alle diese

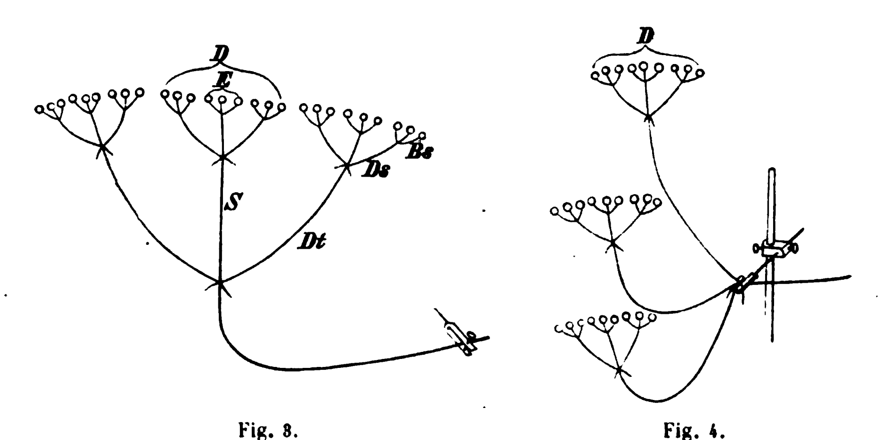


Fig. 3. Fig. 4.

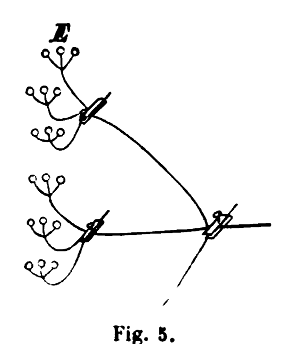


Fig. 5.

Organe sind, wie ich mich überzeugt habe, geotropisch, wie heliotropisch bewegbar und es ist von Interesse, wie sich die Arbeit, die Blüthen in günstige Lage und Beleuchtung zu bringen, auf die verschiedenen Bewegungselemente vertheilt.

Legt man einen in voller Entwicklung stehenden Blüthenschaft des oben genannten Heracleum horizontal um, so gewahrt man, daß derselbe in kürzester Zeit in der Region des stärksten Wachsthums, meist noch unterhalb der obersten Doldenträger, eine starke Biegung aufwärts erfährt, bis der obere Theil, und mit ihm die Dolden, wieder gerade aufgerichtet ist (Fig. 3). Durch geeignete Fixirung des Hauptschaftes ist diese Aufrichtung jedoch leicht zu verhindern, der Hauptbewegungsapparat außer Funktion zu setzen und nun sieht man, wie die Doldenträger unabhängig von einander sich aufrichten wie auch das frei gebliebene Stück des Hauptschaftes (Fig. 4).

Wird der einzelne Doldenträger oder auch der Hauptschaft dicht am Ansatzpunkte der Doldenstiele in horizontaler oder schräger Stellung festgehalten, dann übernehmen die einzelnen Doldenstiele die Orientirung der

einzelnen Döldchen. Der einheitliche Charakter der zusammengestzten Dolde geht auf diese Weise verloren, indem sich die einzelnen Döldchen in ganz verschiedener Höhe einstellen. (s. Fig. 5.)

Geht man noch weiter und fixirt auch die Doldenstiele bei inverser Lage der Blüthen, so beginnen die einzelnen Blüthenstielchen geotropisch sich aufzurichten und die einzelnen Blüthchen unabhängig von einander in die normale Lage zurückzuführen (Fig. 8). Der Gesammteindruck des einzelnen Döldchens wird dadurch seinerseits zerstört. Da aber durch die Häufung der Blüthen zu einem einheitlichen Gebilde bei den Umbelliferen für eine größere Augenfälligkeit derselben Sorge getragen ist, so leuchtet bei den Hinweisen auf die Erfolge all dieser Bewegungen die vortheilhafte Art und Weise, wie diese geschehen, sofort ein.

Für die einzelnen Blüthen wird in der mannigfaltigsten Weise gesorgt und die Orientirungsbewegung geht dabei so vor sich, daß die höheren Einheiten, zu denen sich die Blüthen gruppiren, möglichst erhalten bleiben. Wenn ein ganzer Blüthenschaft niedergebogen wird, so sind an diesem Gebilde neben dem Hauptsproß alle Nebensprosse bis hinauf zu den Blüthenstielen durchweg geotropisch reizbar und es würde sich jede einzelne Blüthe, jede Einzeldolde, wie die Gesammtdolde selbständig aufrichten, wenn nicht der Hauptschaft die ganze Arbeit auf sich allein nähme und dadurch den einheitlichen Charakter des Blüthenstandes erhalten würde. Es tritt da zunächst die Frage heran, ob bei freier Beweglichkeit aller Theile die Seitenorgane höherer Ordnung überhaupt nicht gegen die veränderte Lage selbständig reagiren oder ob ihre Reaktionsfähigkeit durch die Muttersprosse überboten und in den Hintergrund gerückt wird. Versuche, welche über die Schnelligkeit und Empfänglichkeit der einzelnen Theile geotropischer Einwirkung gegenüber Aufschluß geben sollten, wurden ausgeführt an Heracleum persicum Desf., Laserpitium hispidum Bbrst. und Coriandrum sativum L. Es stellte sich dabei heraus, daß das ganze Verhalten wesentlich auf einem verschieden raschen Wachsthum und dabei einer verschieden raschen Krümmungsfähigkeit der einzelnen Bewegungsorgane beruht. So lange die Pflanze im Blühen begriffen ist und die Stengel und Stiele überhaupt noch kräftiges Wachsthum zeigen, weist der Hauptschaft das bei weitem stärkste auf, ihm am nächsten stehen in dieser Beziehung die Doldenträger, dann die Doldenstiele und Blüthenstiele in absteigender Reihenfolge. Der geotropisch aktivere, geneigte Hauptschaft vollführt die Bewegung aufwärts also, bevor die Doldenträger, Doldenstiele und Blüthenstiele noch die Zeit haben, irgend eine bemerkenswerthe Krümmung auszuführen. Eine geringe Bewegung führen sie immerhin aus und ich habe verschiedene Beweise dafür, daß die geotropische Reizbarkeit der Sproßtheile höherer Ordnung während der Ausführung der geotropischen Bewegung durch Sproßtheile niederer Ordnung nicht oder doch nur wenig abnimmt. Nicht alle Doldenträger oder Doldenstiele sind nämlich gleich stark krümmungs-



fähig, es finden sich immer welche, denen diese Eigenschaft weniger innewohnt, als anderen, und an diesen hat man leicht Gelegenheit, die Bewegung der Dolden- resp. Blüthenstiele gleichzeitig mit ersteren zu beobachten.

In einigen Fällen schien es jedoch, als sei die Reaktionsfähigkeit der Doldenstiele während der Bewegung des Schaftes bedeutend geringer, als sie bei fixirtem Schaft zu sein pflegt. [1])

Was bisher von dem Geotropismus des Stielapparates der Umbelliferen gesagt ist, das gilt ebenso für den Heliotropismus.

Alle untersuchten Blüthenstände erwiesen sich, an einem Südfenster einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, positiv heliotropisch, welche Eigenschaft am augenfälligsten bei Coriandrum sativum auftrat. Alle Bewegungsorgane wurden dabei genau in dem Maße und in der Reihenfolge vom Lichte beeinflußt, wie wir es gelegentlich der Gravitationswirkung kennen lernten. —

Um nun auf den Gegensatz zwischen aktinomorphen und zygomorphen Blüthen näher einzugehen, verwenden wir zunächst noch einmal Blüthen der erstgenannten Kategorie, z. B. wieder eine Blüthe des Epilobium. Zwei der vier Kelchblätter fallen bei dieser in die Mediane, zwei seitlich und mit diesen abwechselnd stehen die vier Kronblätter. Das hintere mediane Kelchblatt ist bei der plagiotropen Stellung der Blüthe das obere, das vordere das untere. Bezeichnen wir uns etwa durch einen Tuschestrich das obere Kelchblatt und fixiren dann den Blüthenstand in umgekehrter Lage, so kehrt die Blüthenaxe durch eine geringe Aufwärtskrümmung des Stieles in ihre frühere Richtung zum Horizont zurück und verharrt in dieser Lage. Das früher obere Kelchblatt, welches durch die Umkehrung zum unteren wurde, ist dabei unten geblieben, das mediane vordere ist oberes geworden. Verwenden wir zu dem gleichen Versuche Blüthen von Campanula latifolia L., die etwa 45° vom Zenith (den wir kurz Zenithwinkel nennen wollen) abstehen, und bezeichnen wir uns hier den vorderen medianen Corollenzipfel, der schräg nach unten gerichtet ist, so finden wir nach einer Umkehrung des Blüthenstandes und nach Rückkehr der Einzelblüthen zum Zenithwinkel von 45°, daß die früher abwärts gerichteten medianen Kronzipfel nun oben stehen. An dieser Stellung der Blüthen ändert sich weiterhin nichts mehr. Man sieht ein, daß damit auch weitere Vortheile gar nicht erreicht würden. Sobald nur einmal die für den Insektenbesuch und den Befruchtungsvorgang wichtige Lage zum Horizont wieder eingenommen ist, hat eine solche Epilobium- oder Campanula-Blüthe die gleiche Wahrscheinlichkeit, befruchtet zu werden, ob nun das hintere Kelchblatt oben oder unten, der mediane Kronzipfel unten oder oben steht: das liegt eben im Charakter des Baues einer aktinomorphen Blüthe. Ganz und gar anders verhält sich die

---

1) Genauere Angaben darüber, welche hier zu weit führen würden, werden an anderem Orte gemacht werden.



Sache mit zygomorphen Blüthen. — In gleicher Weise aufwärts gerichtet (mit dem Zenithwinkel von etwa 45°) wie Campanula sind die Blüthen vieler Labiaten und Scrophularineen, z. B. der zierlichen Linaria striata Dec. Bei der Abwärtsbeugung des Blüthenstandes einer dieser Pflanzen genügt gerade wie bei Campanula die Hebung der Stiele um 90°, um der Blüthenaxe den normalen Zenithwinkel zu geben, es ist aber dabei der große Unterschied zu beachten, daß bei dieser Blüthe alle Verhältnisse total geändert sind, denn die Oberlippe steht unten, die Unterlippe oben. In der That bleiben solche Blüthen in dieser abnormen Lage nicht stehen, sie führen energische Krümmungen und Torsionen, deren Natur weiter unten zu betrachten ist, aus, dahingehend, die Oberlippe wieder nach oben, die Unterlippe nach unten zu stellen. Die »Normalstellung« aktinomorpher Blüthen, das haben wir also gesehen, gipfelt allein in einer bestimmten Richtung der Blüthenaxe zum Horizont. Der zygomorphen Blüthe ist damit allein nicht gedient, sie verlangt zu ihrer Normalstellung noch eine ganz besondere Orientirung bezüglich des Oben und Unten ihrer einzelnen Theile. — Das Zustandekommen, die Art und Weise dieser besonderen Orientirung kennen zu lernen, ist die Aufgabe, der wir uns hier nun spezieller zu widmen haben. Es wird wohl kaum nöthig sein, vorher darauf hinzuweisen, daß die spezielle Normalstellung der zygomorphen Blüthe von Wichtigkeit für ihr Fortpflanzungsgeschäft ist. Zygomorphe Blüthen sind meistens so gebaut, daß ihre oberen und unteren Theile grundverschieden von einander sind und somit die Umkehrung der Blüthe denselben Effekt hervorruft, als sei die Pflanze mit einer ganz anderen Blüthenform ausgestattet. »Die äußere Form, Größe, Farbe, Stellung und Bewegung der Blüthentheile ist aber wesentlich darauf berechnet, die Übertragung des Pollens von einer Blüthe auf die andere meistens durch Insekten zu ermöglichen, oft auch die Selbstbefruchtung unmöglich zu machen.« [1]) Für das Erste kommt dabei die Gestaltung der corollinischen Theile in Betracht, welche dem Insekte zunächst möglichst bequeme Anhaltspunkte zum Anfliegen und Festklammern darbietet, dann aber die Lage der Nektarien, deren Aufsuchen dem besuchenden Insekte ganz bestimmte Wege und Manipulationen vorschreibt, um dasselbe zur Berührung der Staubblätter oder Narben, die ihrerseits bei zygomorphen Blüthen meist ganz einseitig gestellt sind, zu veranlassen.

So werden, wie man sich leicht im Freien überzeugen kann, Blüthen in unnatürlicher Lage theils von den besuchenden Insekten ganz gemieden, weil sie einen fremden Anblick und ungewohnte Verhältnisse darbieten, andererseits verläßt das getäuschte Insekt die Blüthe oft, ohne eine Übertragung fremden Pollens auf die Narben bewirkt zu haben. Von den vielen Beispielen, welche die Wichtigkeit der normalen Stellung auf das Evidenteste vor Augen führen, sei hier nur das von Antirrhinum majus L. heraus-

---

1) Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 914.

gegriffen, da man sich an dieser großen Blüthe jederzeit selbst die Schwierigkeiten klarmachen kann, welche dem, eine umgekehrte Blüthe besuchenden Insekte entgegenstehen. Filamente und Griffel sind bei dieser Blüthe in einer besonderen Wölbung der Oberlippe untergebracht, die Staubbeutel so gebogen, daß sie sich nach unten, dem inneren Blüthenraume zu, öffnen. Hummeln, welche diese Blüthen im Freien oft besuchen, klammern sich dabei zunächst an die Unterlippe fest, ziehen dieselbe ohne Schwierigkeit herab, wobei das eigene Körpergewicht ihnen zu Hülfe kommt, und dringen, nachdem sie die Blüthe so geöffnet haben, tief in dieselbe ein. Beim Passiren der introrsen Antheren streift sich der Pollen dann auf ihrem Rücken ab (Fig. 6). Befindet sich dagegen die Blüthe in umgekehrter Lage, so wird von vorne herein dem Insekte das Anklammern durch die Gestalt der Ober-

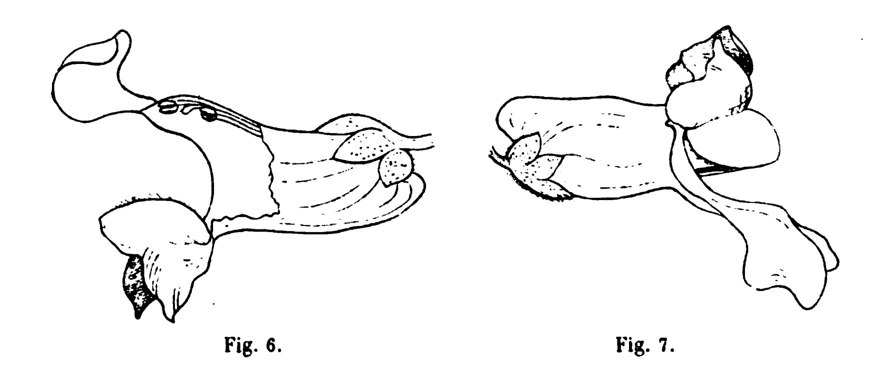


Fig. 6. Fig. 7.

lippe erschwert. Außerdem setzt die letztere durch Spannungsverhältnisse, die in der Corolle herrschen, dem Herabbiegen einen bedeutenden Widerstand entgegen, ein Umstand, der bei der Unterlippe auf ein sehr geringes Maß beschränkt ist. Wird die Oberlippe aber trotzdem gewaltsam herabgebogen und der Schlund so geöffnet, dann verharren die Sexualorgane vollständig in ihrer Lage, versperren (Fig. 7) gitterartig das Innere der Blüthe und ein so operirendes Insekt würde sich nicht einmal mit Pollen behaften können, da die Antheren introrz sich öffnen. Eine einfache Überlegung zeigt weiterhin, daß es ein ebenso vergeblicher Versuch wäre, wollte das Insekt umgekehrt, d. h. von oben in die Blüthe gelangen. Daß sich ein Insekt dazu bequemt, verkehrt in eine Blüthe einzusteigen, das habe ich, zumal wenn sonst reichliche Nahrung geboten war, überhaupt sehr selten gesehen. Nur die Hummeln nahmen sich regelmäßig die Mühe, verkehrt in die umgebogenen Blüthen von Aconitum Napellus L. einzusteigen. Gerade bei der letzten Pflanze, deren Befruchtung trotz abnormer Blüthenstellung durch Insekten vermittelt wird, macht sich aber ein anderer Mißstand der inver-

sen Lage besonders deutlich geltend, nämlich die gänzliche Preisgabe der Sexualorgane den atmosphärischen Störungen gegenüber. Wie wichtig für diese Organe ein Schutz, namentlich den Einwirkungen des Regenwassers gegenüber ist, das hat KERNER[1]) in einer ganzen Reihe von Fällen dargethan. Gerade bei den zygomorphen Blüthen ist darauf augenscheinlich eine ganz besondere Sorgfalt verwandt, durch eine helmartige Überdachung der Geschlechtswerkzeuge seitens des Kelches oder der Blumenblätter, wobei nur an die Orchideen, Labiaten (Salbei) und Ranunculaceen (Aconitum, Delphinium) erinnert zu werden braucht. Wo also der Insektenvermittlung keine unüberwindlichen Schwierigkeiten entgegenstehen, da würde in vielen Fällen der Befruchtungsvorgang durch Witterungseinflüsse vollständig illusorisch gemacht.

Diese wenigen Hinweise werden genügen, um die große Wichtigkeit der Normalstellung für die mit zygomorphen Blüthen ausgestatteten Pflanzen darzuthun. Auf die mannigfaltigen Einzelheiten einzugehen, wird nicht weiter nöthig sein; es ist in den meisten Fällen leicht, sich in jedem gegebenen Falle von dem Vortheilhaften der natürlichen Lage einer Blüthe Rechenschaft zu geben.

Da wir weiterhin noch zygomorphe Blüthen kennen lernen werden, deren Zygomorphismus mehr äußerlicher Natur ist, ohne in dem ganzen Bauplan der Blüthe hervorzutreten, und der für die Befruchtung derselben von keiner unmittelbaren Bedeutung ist, sondern einen ganz anderen Sinn hat, so wollen wir die vorgenannten Blüthen als wesentlich-zygomorphe von letzteren als unwesentlich-zygomorphen unterscheiden.

Die obigen Betrachtungen haben darauf hingewiesen, wie innig die Strukturverhältnisse zygomorpher Blüthen mit ihrer Befruchtung zusammenhängen; es ist weiterhin leicht einzusehen, daß die Zygomorphie einer Blüthe, welche letztere gerade durch ihre zygomorphe Ausbildung einen bestimmten Modus der Befruchtung oft auch von ganz auserlesenen Insektenarten erheischt, erst dann einen Sinn hat, wenn sich ein Oben und ein Unten überhaupt bei derselben geltend macht.

Die symmetrische Ausbildung wesentlich-zygomorpher Blüthen wird daher erst von Bedeutung, wenn die Stellung ihrer Axe eine plagiotrope ist, und dabei der dorsiventralen Anlage des Gebildes entspricht. In der That sehen wir auch fast alle wesentlich-zygomorphen Blüthen eine mehr minder schiefe Stellung zum Horizont einnehmen, daher nie normal in orthotroper Stellung, und wo bei Pflanzen mit derartigen Blüthen eine orthotrope Gipfelblüthe wirklich zur Ausbildung gelangt, wie bei Linaria vulgaris Mill. u. a. m., da wird diese zur Pelorie, zu einer Blüthe von radiärem Typus. Unsere Untersuchungen über die Stellung symmetrischer Blüthen werden sich also

1) Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachtheile vorzeitiger Dislokation etc. Innsbruck 1878.



ganz besonders, wie das schon eingangs erwähnt wurde, mit plagiotropen Organen zu beschäftigen haben. —

Den wesentlich-zygomorphen Blüthen wurden oben ganz vorübergehend andere entgegengestellt, deren einseitige Ausbildung mehr oberflächlicher Natur, zur direkten Befruchtung unwesentlich, lediglich eine andere Bedeutung habe. Derartige Blüthen stellten wir den wesentlich-zygomorphen als »unwesentlich«-zygomorph gegenüber und wollen ihre Betrachtung hier vorweg nehmen, bevor wir uns den ersteren zuwenden. Im strengen Sinne müßten wir hier herzunehmen alle jene Blüthengebilde, bei welchen der sonst consequent durchgeführte aktinomorphe Bauplan durch einseitige Ausbildung dieses oder jenes Blüthenorganes gestört wird, wie z. B. bei einer durchweg pentameren Blüthe dies durch Dimerie des Gynäceums geschieht. Der aktinomorphe Charakter einer solchen Blüthe wird in der That davon kaum alterirt und wir wollen deshalb alle die Fälle von vornherein ausschließen, wo durch Ablast, Abortus, Dédoublement oder einseitige kräftigere Ausbildung von gynäcischen oder andröcischen Bestandtheilen[1]) die sonst aktinomorphe Blüthe streng genommen zur zygomorphen wird, und nur die Fälle im Auge behalten, wo die Symmetrie durch die Corolle einen besonderen Ausdruck erhält. Dies trifft bei den älteren, am Rande die Inflorescenz umgebenden Blüthen mancher Cruciferen[2]), Compositen, vieler Umbelliferen und Caprifoliaceen zu.

Die Unfruchtbarkeit der Randblüthen mancher Compositen und des wilden Viburnum Opulus zeigen ganz unzweideutig, was auch aus dem ganzen Blüthenbau hervorgeht, daß nämlich die Zygomorphie hier mit der Befruchtung der einzelnen Blüthe in keinem unmittelbaren Zusammenhang steht. Die einseitig vollkommenere Ausbildung der Corolle dient hier lediglich der Auffälligkeit des ganzen Blüthenstandes, und es finden bei vielen Umbelliferen kaum merkliche Übergänge statt zwischen den Blüthen mit streng regelmäßiger Corolle in der Mitte und den mit symmetrischen Kronen versehenen am Saume des Blüthenstandes.

Das Verhalten derartiger Blüthen gegen die Richtkräfte ist ein verschiedenes, es richtet sich meist ganz nach dem der aktinomorphen Schwesterblüthchen. Mehr oder minder plagiotrop sind die in ihrer ganzen Anlage radiär gebauten, nur durch unwesentliche Wachsthumsvorgänge bilateral gewordenen Randblüthen der Umbelliferen und Cruciferen, während sich die der Compositen und Dipsaceen gleich den kaum gestielten Scheibenblüthen gegen Licht- und Schwerkrafteinflüsse ziemlich indifferent verhalten.

Die Randblüthen der Umbelliferen haben je nach dem Charakter der Dolde, welcher sie angehören — ob flach ausgebreitet oder mehr halbkugelig — eine größere oder geringere Neigung zum Horizont, wobei es im

1) Das erstere ist der Fall bei Gentianeen und vielen anderen Dicotylen-Familien, das letztere z. B. bei den Cucurbitaceen, beides zusammen bei den Caryophyllaceen.

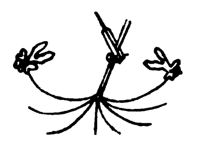
2) Besonders Arten der Gattung Iberis.



Charakter der Dolde liegt, daß die Blüthenstiele der äußeren Blüthen mehr geneigt sind, als die in der Mitte des Blüthenstandes, die zum Theil gerade aufwärts gerichtet sind. Der Winkel, welchen die Stiele gegen die Doldenaxe einnehmen, bei senkrechter Axe also der geotropische Grenzwinkel, ist in demselben Maße kleiner oder größer, für die einzelnen Blüthen aber ein ganz bestimmter.

Befestigt man eine Dolde einzelner Blüthchen einige Zeit in verkehrter Lage, so sieht man, wie alle Stielchen geotropische Krümmungen ausführen, denen die Erreichung dieses Grenzwinkels ein Endziel setzt. Am energischten ist die Aufwärtskrümmung der Randblüthen; diesen stehen dazu die längsten Stiele zur Verfügung und ihre der horizontalen am nächsten kommende Lage ist für die geotropische Reizwirkung die vortheilhafteste. Am ungünstigsten stellen sich diese Bedingungen für die mittleren Blüthchen der Scheibe, die dann auch nur langsam sich bewegen, in den beobachteten Fällen aber während der Blüthezeit nie ihre normale Lage wieder erreichten.

Auch zu diesen Versuchen wurden die drei schon erwähnten Umbelliferen: Heracleum persicum, Laserpitium hispidum und Coriandrum sativum verwandt. Bei allen dreien ging die geotropische Aufrichtung der Randblüthen ziemlich rasch vor sich. Das Maximum der Bewegung fand sich bei den Randblüthen von Coriandrum sativum, deren Stiele während anderthalb Tagen — vom 1. Juli 6 Uhr abends bis zum 3. Juli morgens — einen Kreisbogen von 53° durchmaßen. Die Bewegung der Stiele dauerte in den untersuchten Fällen höchstens bis zur Erreichung des geotropischen Grenzwinkels, sie ging niemals so weit, dass die unteren langen Corollenzipfel dadurch wieder nach abwärts gerichtet wurden. Es unterscheidet sich hierin die Bewegung dieser unwesentlich-zygomorphen Blüthen durchaus von dem Verhalten wesentlich-zygomorpher, sie stimmt mit der Bewegung ganz radiärer Blüthen überein (Fig. 8).


Fig. 8.

Bei den Randblüthen der doldenähnlichen Blüthenstände mancher Cruciferen finden wir ein ähnliches Verhalten, wie bei denen der Umbelliferen. Es wurde diese Erfahrung an den beiden Iberisarten, Iberis ciliata All. und I. amara L., gemacht. Die Blüthchen der erstgenannten Art sind in Doldentrauben vereinigt, welche von Blüthen mit auffallend symmetrischer Ausbildung der Corolle umsäumt werden. Die beiden längeren Kronblätter sind auch hier wie die längeren Kronzipfel der Doldenblüthler nach außen gerichtet und verleihen dem Blüthenstande ein stattliches Aussehen. Ähnlich verhält es sich mit den Blüthen der Iberis amara, nur ist hier der Charakter der Traube nicht in dem Maße doldenartig wie bei der erstgenannten Art.

Die Blüthenstiele dieser Iberisarten erwiesen sich sehr beweglich und geotropisch. Wurde die Axe der Inflorescenz in umgekehrter Lage fest-

gehalten, so trat die Aufrichtung der Blüthenstiele besonders rasch an den langgestielten symmetrischen Randblüthen ein. Blüthenstiele von Iberis ciliata, welche am 23. Juli vormittags 11 Uhr in die inverse Stellung eingeführt wurden, hatten schon nachmittags um 4 Uhr eine Bogenbewegung um 45° gemacht, welche sie wieder in ihre frühere Lage zum Horizont brachte. Ihre Stellung verblieb dann so, trotzdem jetzt die beiden an normaler Spindel abwärts und auswärts gerichteten langen Petala auf- und einwärts gestellt waren. Das Verhalten dieser Cruciferenblüthen entspricht also ebenso ihrem sonst durchaus aktinomorphen Bau, es sind trotz einseitiger stärkerer Ausbildung keine physiologisch dorsiventralen Gebilde und wir bezeichnen auch ihren Zygomorphismus deshalb als unwesentlich.

Es sei hier noch gelegentlich auf das Verhalten der Kronblätter von Umbelliferen- und Iberisblüthen gegen Lageveränderungen hingewiesen. Dieselben breiten sich beim Coriander und bei manchen flachen Blüthenständen der Iberis in horizontaler Ebene aus. Diese Lage ist keine durch die Richtung ihres Blüthenstieles und ihres Ansatzwinkels an denselben zufällig gegebene, sondern eine selbständig eingenommene; diese Corollentheile sind, wie man sagt, transversalgeotropisch. Wurden die oben angeführten Versuche mit solchen horizontal ausgebreiteten Blüthen gemacht, so führten die Blumenblätter schon starke Krümmungen aus, noch ehe der Stiel seinen geotropischen Grenzwinkel erreicht hatte, und auch später noch wurden dieselben so lange fortgeführt, bis wenigstens der Endtheil derselben wieder in die Horizontale eingestellt war, die Blumenblattoberfläche nach oben. Es ist dabei zu beachten, daß die Corolle bei diesen Vorgängen schon zu Beginn des Versuches eine horizontale Stellung einnimmt, dass sie dieselbe aber selbst, wenn man die Bewegung ihres Blüthenstiels vollständig verhindert, rasch verläßt und erst dann wieder in derselben zur Ruhe kommt, wenn durch eine Krümmung um 180° die Oberfläche obenhin gebracht ist. Während also in der zygomorphen Blüthe kein dorsiventrales Organ vorliegt, sind solche in deren zarten Blumenblättchen gegeben.

Von diesen unwesentlich-zygomorphen Blüthen, welche durch selbständige Bewegungen eine gewisse Orientirung annehmen, gehen wir nun zur Betrachtung solcher über, welche mit dieser Eigenschaft nicht oder nur in äußerst geringem Grade begabt sind. Es sind dies die zygomorphen Blüthen von Compositen, welche bei deren Unterabtheilungen den Ligulaten (Cichoriaceen) und Labiatifloren die durchgängige Blüthenform bilden, während sie bei den Corymbiferen auf den Rand des Blüthenköpfchens beschränkt sind. Weiterhin gehören hierher die zygomorphen Randblüthen mancher Dipsaceen, z. B. der Scabiosen. Bei den Compositen beschränkt sich der Zygomorphismus wieder ausschließlich auf die Form der Corolle, während der sonstige Blüthenbau ein typisch radiärer ist; bei den hierher gehörigen Dipsaceen kommt noch die öftere Unterdrückung des hinteren

medianen Staubfadens hinzu, ohne aber der Blüthe einen wesentlich zygomorphen Charakter aufzuprägen, indem die orthotropen mittleren Scheibenblüthen daran auch participiren. — Ohne Anführung des Beispiels mancher Centaureen, wo an Stelle zygomorpher, große sterile Röhrenblüthen den Rand der Inflorescenz umgeben, und ohne noch einmal an die Unfruchtbarkeit vieler zygomorpher Standblüthen erinnert zu werden, wird man leicht einsehen, daß auch hier die einseitige Hypertrophie eines Blüthenkreises nur dazu dient, dem Ganzen ein bedeutenderes Äußere zu verleihen. Wie es sich mit der Aufgabe dieser Randblüthen am besten verträgt, zeigen dieselben denn auch keine Spur von einer Dorsiventralität, sie sind gegen das Oben und Unten ihrer Krontheile ebenso unempfindlich, wie die rein radiären Röhrenblüthchen, und zeigen gleich diesen letzteren überhaupt ein sehr neutrales Verhalten gegenüber den Richtkräften. Man kann sich davon, auch ohne zu experimentiren, leicht überzeugen, wenn man die gegen den Horizont mehr oder minder geneigten Blüthenköpfchen vieler Compositen und der Scabiosen beobachtet. An einem solchen in nahezu vertikaler Ebene ausgebreiteten Köpfchen stehen die zygomorphen Blüthchen annähernd horizontal, so daß die Lage der immer nach außen gewendeten längeren Kronzipfel in allen Abstufungen von der senkrecht aufwärts gerichteten bis zur senkrecht abwärts gerichteten Stellung variirt.

Wir wollen hier die unwesentlich-zygomorphen Blüthen, welche in Obigem durch den Mangel an Dorsiventralität wohl genügend charakterisirt wurden, um sofort in jedem einzelnen Falle erkannt zu werden, verlassen und uns denjenigen Blüthenformen zuwenden, welche als wesentlich-zygomorphe bezeichnet wurden. Durch ausgesprochenen dorsiventralen Bau und meist in die ganze Organisation eingreifende Symmetrieverhältnisse unterscheiden sich dieselben durchaus scharf von den oben besprochenen Organen, welche ihre wahre Natur unter einer zygomorphen Maske verstecken.

Echt zygomorphe Blüthen sind im Reiche der Phanerogamen sehr verbreitet und fast alle größeren Familien liefern ihre Vertreter dazu. Daher wird es gut sein, in die große Menge etwas Ordnung zu bringen. Da wir bei unserer Aufgabe hauptsächlich physiologische und morphologische Verhältnisse im Auge haben, so ergiebt sich die Art unserer Anordnung ganz von selbst nach morphologischen und physiologischen Merkmalen.

Die große Mehrzahl der zygomorphen Blüthen ist von Natur aus derart begünstigt, daß die Blüthe an aufrechter Spindel gleich so angelegt wird, wie es ihre normale Stellung verlangt, also die Oberlippe akroskop, die Unterlippe basiskop. Wenn sich solche Blüthen öffnen, so befinden sich dieselben ohne ihr eigenes Zuthun gleich in der für ihren Befruchtungsvorgang vortheilhaften Lage. Die große Ordnung der Labiatifloren allein schon bietet dafür der Beispiele genug.

Nehmen wir nun an, die, solche medianzygomorphen Blüthen tragende

Mutteraxe sei nicht negativ geotropisch, sondern nehme irgend eine andere als die aufrechte Stellung ein, so ist damit ein weiterer Typus gegeben, der seltener vorkommend uns u. A. bei den Linarien vom Habitus der Cymbalaria und bei den Tropäoleen entgegentritt. Den Blüthen dieser Pflanzen ist nicht schon von vornherein die normale Stellung sozusagen angeboren. Je nach Lage der Mutteraxe, welche horizontal oder schräg kriechend, aufrecht kletternd oder hängend ist, ist auch die Stellung der Blüthen a priori eine wechselnde zum Horizont. Es fällt daher einer jeden Blüthe die Aufgabe zu, durch selbständige, den Verhältnissen entsprechende Bewegungen ihre Normalstellung einzunehmen.

Eine ähnliche, nur weniger mannigfaltige Thätigkeit fällt dann allen den zygomorphen Blüthen an aufrechten Mutteraxen zu, deren Symmetrieebene nicht ursprünglich median angelegt wird, deren Normallage aber in der Medianstellung dieser Ebene beruht. Es wird sich zeigen, daß in diese Kategorie die schräg-zygomorphen Blüthen vieler Solanaceen und die transversal-zygomorphen der Fumariaceen gehören. Bei den ersteren steht die Symmetrieebene in einem Winkel von 36° zu der Medianen, bei letzteren in einem solchen von 90°. Um die Symmetrieebene in die Mediane einzustellen, bedarf es also dort einer Drehung der Blüthe um 36°, hier um 90°.

Der extremste Fall wäre dann der, daß die Blüthe sich zunächst gerade verkehrt zu ihrer normalen Lage befindet. Es kommt dies einerseits bei den nachträglich hängenden Blüthentrauben mancher Papilionaceen, so bei Robinia Pseud-Acacia L. und hispida L., Cytisus Laburnum L., Wistaria chinensis Dec. u. a. vor und ist hier dadurch veranlaßt, daß die normalen Verhältnisse durch das spätere Herabhängen des Blüthenstandes verkehrt werden.

In jeder Beziehung am merkwürdigsten ist jedoch der bei Orchideen und Lobeliaceen durchgehende Entwickelungsplan, daß nämlich die Blüthen an der aufrechten Spindel von vornherein verkehrt angelegt werden, so daß das Labellum der Orchideen und die Unterlippe der Lobelien, welche zur Blüthezeit abwärts gerichtet sind, ursprünglich dem Gipfel zugewandt sich ausbilden. Es wird hierbei auch der großblüthigen amerikanischen Papilionacee, der Erythrina Corallodendron L. wie der Gattungen Clitoria, Arachis und des Trifolium resupinatum gedacht werden müssen, deren Blüthen sich zwar in richtiger Lage (Vexillum oben) entwickeln, später aber so gedreht werden, daß die Carina obenhin zu stehen kommt.

Bei der großen Zahl von Repräsentanten des ersten Typus — mediansymmetrische Blüthen in normaler Lage an aufrechten Spindeln entwickelt — wird es sich empfehlen, zu unseren Zwecken nur eine kleine Auswahl zu Beobachtungen und Experimenten herauszugreifen. Auch wird es gut sein, von vornherein eine bestimmte Terminologie für den Bereich dieser Zeilen aufzustellen. Da wir es mit dorsiventralen Gebilden zu thun haben, so rechtfertigen sich die Bezeichnungen Dorsalseite (Fig. 6, *d* u. *v*) und

Ventralseite ganz von selbst und es muß nur noch festgestellt werden, wie wir diese Ausdrücke an Blüthen vergeben sollen, welche, wie die der Orchideen, z. B. verkehrt angelegt werden. Hier dient uns zweckmäßig nicht das morphologische, sondern das physiologische Verhalten als Richtschnur, so daß wir bei der noch nicht gedrehten jungen Orchideenknospe die Dorsalseite unten, die Ventralseite oben haben. Entsprechend dieser Anschauung ist bei den Solanaceen die Dorsalseite der zygomorphen Blüthe links oder rechts oben, bei den Fumariaceen ganz auf der linken oder rechten Seite.[1])

Schwieriger ist die Vergebung der Begriffe rechts und links. Eichler nennt rechts[2]), »was sich, die Blüthe von vorn betrachtet, auf der rechten Seite der Mediane befindet, links, was auf der linken Seite liegt.« Da bei unseren Versuchen Drehungen von Blüthen vorkommen, so würde diese Definition leicht zu Irrthümern Veranlassung geben. So wenig es sich auch sonst empfiehlt, von einmal eingeführten Definitionen abzuweichen, so müssen wir für den Umfang dieser Arbeit die obige gleichwohl fallen lassen. Eine bestimmte organische Seite muß ein für allemal als rechte, die ihr gegenüberliegende als linke gelten, gleichgültig, welche Lage das Organ zur Mutteraxe einnimmt. Der Begriff der Dorsiventralität kommt uns dabei zu Hülfe. Sprechen wir nämlich von einer dorsalen und ventralen Seite, so ergiebt sich die linke und rechte Seite eines solchen Organes ganz von selbst, wenn wir der Analogie wachsender Stolonen und Rhizome nach die Spitze des Sprosses, in unserem speziellen Falle also die Blüthe, als Vorderende auffassen.

Wir denken uns also, um es noch einmal hervorzuheben und jedes Mißverständniß auszuschließen, das dorsiventrale Blüthengebilde einem thierischen Organismus analog mit Kopfende, Rücken- und Bauchseite und vergeben in diesem Sinne die Benennungen rechts und links an ganz bestimmte organische Seiten.

Der Kürze und Präcision des Ausdrucks zu Liebe und gestützt auf die landläufigen Ausdrücke Ober- und Unterlippe, die leider nicht auf alle zygomorphen Blüthen anwendbar sind, sprechen wir dann allgemein von einem »Scheitel« der Blüthen und von deren rechter und linker Flanke. Der Scheitel wäre also bei der Blüthe des Eisenhuts die Mittellinie des helm-

1) In dem Begriff »Dorsiventralität« liegt ausgedrückt, daß eine physiologische Differenzirung in zwei verschiedene Seiten vorhanden, deren eine normaler Weise nach oben, deren andere nach unten gerichtet wird. Daß es deshalb unzulässig ist, die rein morphologische Oberseite als Dorsalseite zu bezeichnen, wird verständlich, wenn man die quer-zygomorphen Blüthen der Fumariaceen betrachtet, deren morphologische Ober- und Unterseite gleichmäßig ausgebildet sind und bei denen von einer entsprechenden Differenzirung nur in der Querrichtung gesprochen werden kann. In demselben Sinne wie von schräg- oder quer-zygomorph, sprechen wir also von schräg oder quer angelegter Dorsoventralität.

2) Eichler, A. W., Blüthendiagramme. I. Theil. Leipzig 1875. pag. 6.



artigen Kelchblattes (vergl. Fig. 9, *s*.), und bei einer Orchis die Mittellinie des dem Labellum gegenüber sitzenden äußeren Perigonblattes.

Auf diese Weise werden wir der Doppelsinnigkeit der Ausdrücke »oben« und »unten« — in physikalischem oder morphologischem Sinne — am besten entgehen.

Was die Versuche betrifft, über welche in nachstehenden Zeilen referirt ist, so sei bemerkt, daß dieselben alle mit möglichster Belassung der Pflanzen an ihrem natürlichen Standorte und unter natürlichen Verhältnissen angestellt wurden. Es wurden dieselben, soweit nicht ausdrücklich andere Bedingungen wünschenswerth erschienen und dies besonders angeführt ist, sämmtlich unter freiem Himmel ausgeführt. Es bietet das Experimentiren zwar auf diese Weise einige Schwierigkeiten; ein kräftiger Regen oder Sturm zerstört, wenn man mit diesen Faktoren nicht schon bei seiner Einleitung gerechnet hat, oft den ganzen Versuch, doch hat man nur auf diese Weise die Gewißheit, nicht durch kränkliche Objekte und krankhafte Erscheinungen getäuscht zu werden. Eine geringe Erfahrung in physiologischen Dingen lehrt schon, von welchem Einflusse abnorme Lebensbedingungen gerade auf Lebenserscheinungen sind, wie sie hier ins Spiel kommen.

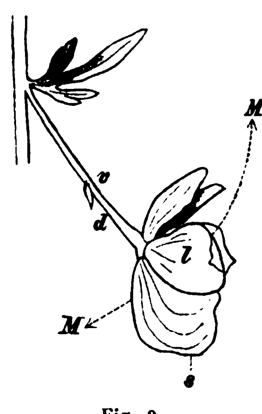


Fig. 9.

Einige wetterfeste kräftige Holztische, möglichst frei von Buschwerk und Gebäuden im Freien aufgestellt, leisten beim Experimentiren die besten Dienste.

Zum ersten Versuche verwenden wir eine kräftig vegetirende, in geräumigem Topf gezogene Pflanze des Aconitum pyramidale Mill., welche neben geöffneten Blüthen noch eine Reihe von Knospen in verschiedenen Altersstadien trägt. Um diesen Blüthenstand in umgekehrte Lage zu bringen, verfährt man am besten so, daß man die ganze Pflanze umkehrt, indem die harte Spindel beim Versuch des Umbiegens einknicken würde. Der Erdballen wird zunächst durch quer übergelegte Sperrhölzchen im Topfe befestigt und dieser auf den Ring eines eisernen Gestelles gebracht, dessen Fuß durch wenige eingeschlagene Drathstifte gegen Verschiebung gesichert und dessen oberes Ende, da wir mit Wind und Wetter zu rechnen haben, von drei ausgespannten Drähten, wie ein Mast von seinen Tauen, gegen Schwankungen oder Umstürzen geschützt ist. Bei geschlossenem Eisenring wird die Pflanze vorsichtig von oben durch diesen geleitet; besser ist es, aus demselben ein kleines Stück herauszusprengen, durch welches seitlich dann der Basaltheil der Pflanze eingeführt wird. Das Bewässern wird am besten mittels Trichters durch das Abzugsloch des Topfes bewerkstelligt. An den Gipfeltheil der Blüthenspindel befestigt man dann vorsichtig einen

feinen Baumwoll- oder Bastfaden, dessen anderes Ende man nicht ohne weiteres ebenfalls fixiren darf. Sobald nämlich die Spindel sich noch ver-



Fig. 10.

längert, würde der anfangs stramm angezogene Faden schlaff werden und dieselbe dann nicht mehr an geotropischen Krümmungen verhindern kön-

nen, es muß daher Sorge getragen werden, daß auch bei einer beliebigen Verlängerung der Spindel letztere immer mit gleicher Spannung in der gewünschten Lage erhalten wird. Man erreicht dies dadurch, daß man den Faden über zwei leicht bewegliche Rollen (eine senkrecht unter der Spindel, die andere am Tischrande) führt und an sein freies Ende ein Gewicht von entsprechender Schwere hängt. Letzteres ist bald so gefunden, daß es seine Schuldigkeit vollkommen thut, ohne durch zu starken Zug das Versuchsobjekt zu schädigen.

Um die Veränderungen zu studiren, welche während der inversen Lage des Objektes an diesem stattfinden, muß man sich zu Beginn des Versuches von seiner Beschaffenheit genau Rechenschaft geben, es ist nöthig, über jede einzelne Blüthe bei diesen Versuchen streng und genau Buch zu führen, und dies geschieht am besten dadurch, daß man die einschlägigen Dinge naturgetreu zeichnet. — An unserem Aconitum waren ursprünglich Blüthen und Knospen schräg aufwärts gerichtet, ihre fast gerade gestreckten Stiele bildeten mit der Fortsetzung der Spindel Winkel von 20 bis 25, seltener bis 30 Grad und standen streng in der Medianebene der Blüthe.

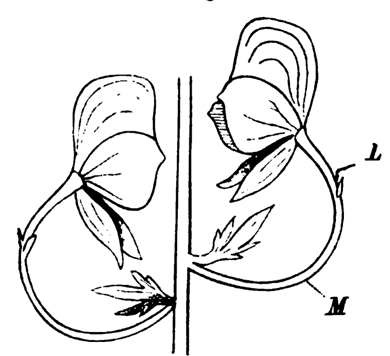


Fig. 11.
Blüthen an abwärts gehaltener Spindel, nach der Mediankrümmung.

Veränderungen in dem Längenverhältniß der dorsalen zur ventralen Seite werden also bei diesen Blüthen Bewegungen innerhalb der Medianebene hervorrufen, während solche, bei der rechten und linken Seitenkante auftretend, die Blüthe aus jener Ebene nach links resp. rechts herausrücken. — Alle Bewegungen, welche von der Dorsal- oder Ventralseite veranlaßt werden, welche also in der Mediane des Blüthengebildes sich ereignen, werden wir in der Folge als **Mediankrümmungen** (Medianbewegungen) kurz bezeichnen und davon diejenigen Krümmungen als **Lateralkrümmungen** (Lateralbewegungen) unterscheiden, welche durch das Längeverhältniß der rechten und linken Seite verursacht werden. Beide Bewegungen können sich natürlich combiniren; durch Lateralkrümmung kann die Blüthe seitwärts gerückt werden, während sie zu gleicher Zeit Mediankrümmungen ausführt. Um falschen Vorstellungen vorzubeugen, welche mit dem Worte »Median« eingeführt werden könnten, sei noch darauf hingewiesen, daß es also nach unserer Definition nicht nothwendig ist, daß die Mediankrümmungen immer in der Medianebene *M* der an geradgestrecktem Stiel sitzenden Blüthe ausgeführt werden, sondern nur in der eigenen Mediane *m* der Blüthen (Fig. 12), welche bei Lateralbewegungen

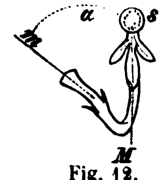


Fig. 12.
Von oben gesehen. s. Durchschn. d. Spindel.

in irgend welcher Curve verlaufen kann. Drehungen um die eigene Axe werden dann dem allgemeinen Sprachgebrauch zufolge als Torsionen bezeichnet.

Haben wir obigen Versuch an einem warmen Sommertage Morgens etwa um 9 Uhr eingeleitet, so ist gegen Abend schon eine wesentliche Veränderung in der Lage der einzelnen Blüthen eingetreten. Alle Stiele, sowohl die der Blüthen, als der Knospen, haben sich stark gekrümmt; die Krümmung ist ausschließlich in der Mediane erfolgt und so weit gegangen, daß am Ende der Stiele die Dorsalseite und mit ihr der Scheitel der Blüthe wieder dem Zenithe zugekehrt ist. Die Folge dieser Krümmung ist, daß die Öffnung der Blüthen, die bei normalem Wuchse von der Spindel weg nach außen gerichtet war, damit der Spindel zugekehrt wird; viele Knospen finden sich auf diese Art der letzteren fest angepreßt (Fig. 11). Über die Natur dieser Mediankrümmung kann von vornherein wenig Zweifel sein und Versuche am Klinostat bewiesen denn auch, daß es sich dabei um negativen Geotropismus handelt; daß dieser Geotropismus aber noch unterstützt wird durch eine autonome Bewegung durch Epinastie[1]), deren Bewegungseffekt aber wesentlich hinter dem des Geotropismus zurücksteht. Was die Art und Weise betrifft, in welcher die Stiele sich gekrümmt haben, so macht sich darin eine Verschiedenheit geltend, je nach dem Alter derselben, indem nicht immer die gleiche Region die stärkste Krümmung erfahren hat, den kürzesten Krümmungsradius aufweist. Während die stärkste Biegung bei den Stielen ganz junger Knospen nahe deren Basis auftritt, bei denen eben geöffneter Blüthen in die Mitte der Stiellänge fällt, findet sich die Krümmung bei den Stielen älter, im Verblühen begriffener, dicht hinter der Blüthe in der Verbreiterung des Stieles (vergl. Fig. 14, 15). Es hängt dies mit den Zonen des stärksten Wachsthums in demselben zusammen. Ohne jetzt jedoch weiter auf diese Erscheinung einzugehen, über welche ich bald ausführlichere Mittheilung zu machen hoffe, wollen wir die weiteren Veränderungen an dem Versuchsobjekt betrachten. Wir haben nach Verlauf von etwa 10 Stunden eine starke rein mediane Krümmung constatirt, welche die Blüthen in die normale Lage zum Horizont, aber mit der Apertur gegen die Blüthenspindel gebracht hatte. Derselbe Zustand findet sich im Großen und Ganzen noch am folgenden Morgen (8. Juli), also nach 24 Stunden wieder; eine genauere Betrachtung zeigt jedoch, daß dann schon einige Blüthen aus der Medianebene bereits mehr oder weniger nach rechts oder links herausgerückt sind (Fig. 13).

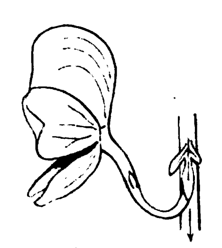


Fig. 13.
Blüthe an abwärts gehaltener Spindel, nach Beginn der Lateralbewegung.

Dieses Schwenken der Blüthen nach rechts oder links kommt zunächst

---

1) Näheres bei der weiter unten folgenden Behandlung der Klinostatversuche.

zu stande durch die relativ stärkere Verlängerung einer Seitenkante gegen die andere, wie man sich nach Auftragen kleiner Tuschmarken an beiden Seiten überzeugen kann. Wir haben es hier also mit dem Anfangsergebniß derjenigen Bewegung zu thun, die als Lateralbewegung bezeichnet wurde (Fig. 12, 13). Dieselbe nimmt von da ab einige Tage lang bis zu einem gewissen Maximum zu, um dann langsam abnehmend zu dem Endergebniß zu führen, daß die Blüthenöffnung wieder wie anfänglich von der Spindel weggewandt und gerade nach außen gerichtet ist. Man sieht, daß damit derselbe Effekt erreicht ist, als ob die Blüthe auf ihrem Platze geblieben wäre, ihr Stiel sich aber um 180° tordirt hätte. Auf diesen Gesichtspunkt werden wir noch ausführlicher zurückzukommen haben.

Zunächst sei jedoch der Charakter der Lateralkrümmung, in der uns eine bis jetzt fremde Erscheinung entgegentritt, in den Vordergrund der Betrachtung gerückt. Um die Lateralkrümmung in ihrem Verlaufe zu verstehen, ist es nöthig, vorher noch einmal auf das oben angedeutete Verhalten der Blüthenstiele zurückzukommen. Diese sind bei Aconitum-Arten

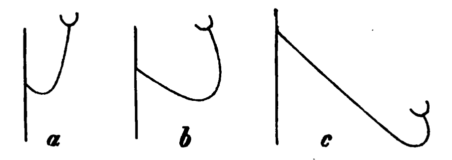


Fig. 14.
Blüthenstiele von Lophospermum in verschiedenem Alter an abwärts gekehrter Spindel median gekrümmt.



Fig. 15.

wie bei der großen Mehrzahl sämmtlicher Blüthen ursprünglich gegen die Blüthe selbst außerordentlich kurz, die Blüthenanlage ist in ihren ersten Stadien fast sitzend, ohne von einem Stiele viel erkennen zu lassen. Bei weiter vorgeschrittener Ausbildung der Blüthentheile tritt dann in den kurzen Zellreihen, welche die Blüthe tragen, starkes interkalares Wachsthum auf. Dasselbe ergreift den Stiel nicht gleichmäßig auf seiner ganzen Länge, sondern schreitet im Allgemeinen von der Basis nach dem freien Ende zu fort, dergestalt, daß die Basis des Stieles zuerst die weitere Wachsthumsfähigkeit und Reaktionsfähigkeit auf geotropische Reize verliert (Fig. 14, 15).

Wir haben schon erfahren, daß die Lateralbewegung der Stiele bei Aconitum Napellus später eintritt, als die Medianbewegung; ihr ganzer Verlauf ist dabei langsamer und von längerer Dauer, als der der Medianbewegung. Wenn wir, um das Maß derselben zu beurtheilen, den Kreisbogen in Betracht ziehen, durch welchen die streng median gebogene Blüthe durch die Lateralbewegung seitwärts bewegt wird, so zeigt sich z. B. der folgende, in der Tabelle ausgedrückte Verlauf. In derselben bedeutet α (Fig. 12) den Winkel, welchen die Scheitellinie der Blüthe mit der durch den Spindelmittelpunkt gedachten Medianebene M bildet, und ihr zu Grunde gelegt ist die

Blüthe unseres Versuchsobjektes, bei welcher die laterale Bewegung sich im stärksten Maße zeigte.

Blüthe median aufwärts gebogen 7. Juli Morgens 9 Uhr

7. Juli $\alpha = 0^\circ$
8. » $\alpha = 25^\circ$
9. » $\alpha = 90^\circ$
10. » $\alpha = 120^\circ$
11. » $\alpha = 135^\circ$
12. » $\alpha = 150^\circ$
13. » $\alpha = 160^\circ$
14. » $\alpha = 168^\circ$
15. » $\alpha = 175^\circ$
18. » $\alpha = 180^\circ$

Andere ziemlich gleichalterige Blüthen derselben Mutteraxe zeigten zu der Zeit, wo diese Blüthe die ganze Schwenkung um 180° vollzogen hatte, erst eine solche von 130, 90, 60 ja von 30°, und manche derselben erlangten die volle Schwenkung um 180° überhaupt nicht. Die Lateralbewegung tritt demnach weder mit der Energie noch der Constanz der Medianbewegung auf. Das spätere Eintreten und das längere Anhalten der lateralen Bewegung im Blüthenstiel von Aconitum hat zur Folge, daß die stärkste Lateralkrümmung nicht mit dem Orte der stärksten Mediankrümmung (Fig. 11, *M.*) zusammenfällt, sondern hauptsächlich oberhalb in dem fast horizontalen Theile derselben vor sich geht (Fig. 11, *L.*). Auf diese Weise wird die Blüthe aus ihrer normalen Stellung nur wenig verschoben, während eine Lateralkrümmung an der Stelle der stärksten Mediankrümmung auftretend die Mediane der Blüthe nothwendig wieder schief stellen müßte. Nicht alle Blüthen werden also gleich stark von der Lateralbewegung ergriffen.

Derselbe Mangel an Constanz, den wir eben an der Lateralbewegung gegenüber der sehr ausgesprochenen Medianbewegung beobachten konnten, macht sich weiterhin geltend bezüglich der Seitenkante, welche in ihrem Wachsthum gefördert wird. Es war ja das Nächstliegende, bei der ganzen Erscheinung der seitlichen Krümmung überhaupt an einen Lichteinfluß zu denken. Unter freiem Himmel hatte es dabei nichts Außerordentliches, daß sich diese Krümmung an den verschiedenen Blüthen in ganz verschiedener Weise geltend machte, daß bei der einen Blüthe die linke, bei der anderen die rechte Seite die geförderte war, daß weiterhin die eine Blüthe nach Osten, die andere nach Westen sich hinbog. Unter den obwaltenden Umständen war für die median der Spindel zugebogenen Blüthen letztere mit den dicht angelegten dunkeln Blüthen der lichtärmste Ort und es konnte nicht überraschen, daß sich je nach lokalen Lichteinflüssen die Blüthe das eine mal links, das andere mal rechts wandte. Die Beobachtung einseitig beleuchteter Blüthenstände von Aconitum an normal wachsenden Pflanzen, deren Einzelblüthen nur eine sehr schwache positiv heliotropische Krümmung

verrathen, ließ diese Annahme schon weniger wahrscheinlich erscheinen. Versuche mit umgekehrten Blüthenspindeln, die, an einem Südfenster vor einem schwarzen Pappschilde stehend, von der Julisonne intensiv einseitig beleuchtet wurden, weiterhin Versuche, die im Dunkelzimmer unter sonst gleichen Umständen angestellt wurden, zeigten jedoch auf's Klarste, daß diese seitliche Krümmung mit der Richtung einfallender Lichtstrahlen in ganz und gar keinem Zusammenhange steht. Bei einer am Südfenster abwärts gekehrten Spindel des Aconitum Störkianum Rchbch., welche 12 Knospen trug, wurden von dieser durch die Lateralkrümmung mit der Zeit dem Lichte zugebogen 4, vom Lichte weggebogen 8, und es streckten sich alle Blüthen schließlich mehr oder minder gerade aus, von der Spindel weg, gleichgültig, ob sie damit dem Lichte zu- oder abgekehrt wurden.

Eigenthümlicherweise tritt auch insofern keine Gesetzmäßigkeit dabei auf, als es bei der einen Blüthe die rechte, bei der anderen die linke Seite war, welche stärker sich ausdehnte als die gegenüber liegende. Von den genannten Blüthen zeigten die Wachsthumsförderung auf der rechten Seite 5, auf der linken Seite des Blüthenstiels 7. Ganz dieselben überraschenden Resultate habe ich noch mit etwa einem Dutzend von Aconitumpflanzen, die einseitig beleuchtet waren, erhalten und es kann hier gleich hinzugefügt werden, mit einer großen Anzahl anderer Gattungen, die später noch Erwähnung finden werden. Immer zeigte sich wieder, daß die Lateralkrümmung weder vom Lichte beeinflußt, noch an eine bestimmte Organseite gebunden war.

Was die Versuche im Dunkelzimmer anlangt, so zeigte sich gerade bei Aconitum recht deutlich die geringe Verläßlichkeit aller in tiefer Finsterniß gewonnenen Resultate. Selbst wenn Wärme und Feuchtigkeit in möglichster Übereinstimmung mit der äußeren Luft gehalten wurden, zeigten sich im Wachsthum, wie in den ganzen Lebenserscheinungen der beobachteten Aconitumpflanzen tiefgreifende Störungen, die einzig und allein auf Rechnung des langdauernden Lichtmangels zu setzen sind. Diese Störungen beschränkten sich — natürlich neben der Assimilationsstörung — keineswegs auf die sogenannten heliotropischen Erscheinungen, denen zu Liebe die Dunkelversuche angestellt werden, deren Ausbleiben für das Wohlbefinden der Pflanze, zumal im Dunkeln, aber von keiner wesentlichen Bedeutung ist. Meist war bei den in's Dunkelzimmer gebrachten Pflanzen eine durchgreifende Wachsthumsstörung bemerkbar, so daß selbst die geotropischen Bewegungen mangelhaft ausgeführt wurden, die Kelchblätter und Blüthenblätter, welche im Freien noch viele Tage frisch geblieben wären, fielen ab, kurz die Finsterniß wirkte geradezu wie Gift auf die Pflanze ein. Daß man in einem solchen Falle von dem Ausbleiben einer Bewegung oder einer anderen Lebenserscheinung nicht auf deren unmittelbare Abhängigkeit vom Lichte schließen darf, das liegt auf der Hand. Eine einzige fundamentale Störung kann eine ganze Reihe pathologischer Erscheinungen im Gefolge

haben und diese letzteren müssen in ihrer Natur bei der Beurtheilung eines jeden Dunkelzimmerversuches festgestellt werden, bevor man etwas Richtiges über Heliotropismus erfahren kann. Da eine solche Praxis aber mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft ist, so wird es sich entschuldigen, wenn im Laufe der vorliegenden Untersuchungen das Dunkelzimmer möglichst unbenutzt blieb.

Von 9 nach einander in das Dunkelzimmer gebrachten Pflanzen mußten 8 wegen obgenannter Verhältnisse unberücksichtigt bleiben, bei der neunten zeigte sich die Lateralbewegung aber in ihren ersten Stadien auf das Deutlichste. Die Blüthen wurden bis zu 120 Grad aus der Medianebene herausgerückt.

Wir wollen uns zunächst mit dieser Charakteristik der Lateralbewegung bei Aconitum begnügen, nachdem wir gesehen, daß sie es ist, welche die Blüthen wieder in die richtige Lage zur Spindel bringt, wenn die Median-

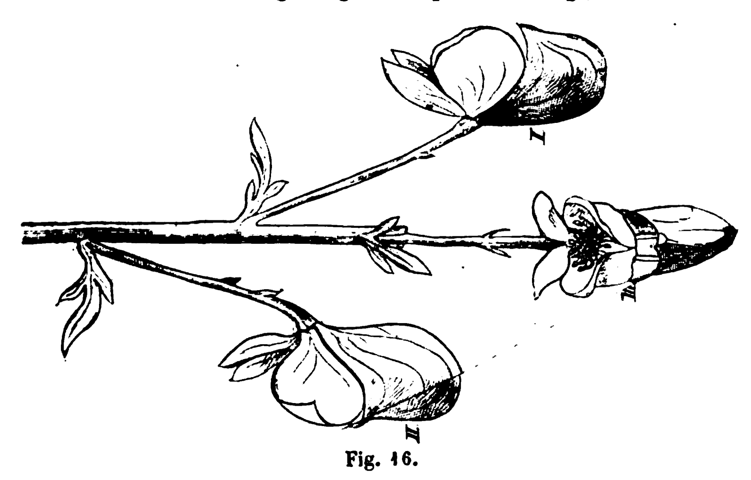


Fig. 16.

bewegung für die richtige Stellung zum Horizont gesorgt hat, während letztere durch den beständigen Einfluß der Gravitation dann weiterhin beibehalten wird. Wird ein Blüthenstand derselben Pflanze statt in vertikaler Richtung abwärts mit denselben Hülfsmitteln (Gewicht am Faden) horizontal festgehalten, dann gerathen die Blüthen, die nach allen Seiten von der Spindel abstehen, in sehr verschiedene Lagen zur Gravitationsrichtung (Fig. 16). Auf der nach oben gekehrten Spindelseite werden die Blüthen (*I*) die Ventralseiten, auf der untern Seite der Spindel (*II*) die Dorsalseiten oben haben, während die übrigen (*III*) Blüthen entweder die rechte oder die linke Wange mehr oder weniger dem Boden zugekehrt haben. Für all diese verschiedenen Lagen wird die Bewegung, welche die Blüthe in die Normalstellung zurückführt, eine verschiedene sein müssen. Das Gemeinsame daran ist, daß zunächst alle Unterseiten der negativ geotropischen Stiele im Wachsthum gefördert werden, was bei den seitlich

schräg gelegten Blüthen eine Aufrichtung der Mediane in eine Vertikalebene zur Folge hat. Bei Blüthen der Stellungsweise *I* wirken Gravitation und Epinastie in gleichem Sinne ein, bei solchen der Stellungsweise *II* wirkt letztere der ersteren entgegen und es hat daher nichts Überraschendes, wenn wir sehen, daß erstere den weiteren Weg in ihre normale Lage mindestens ebenso rasch zurücklegen, als die letzteren die kürzere Strecke. Auch bei den seitlich stehenden Blüthen (*III*) reguliren Gravitation und Epinastie die Richtung der Blüthe in der Mediane (Fig. 17). Die ganze Regulirung seitens des Geotropismus erfolgt auch hier sehr rasch, sie ist unter Umständen von Morgens bis Abends vollständig beendet. Dann tritt auch bei diesen letzteren Blüthen auffälligerweise eine laterale Bewegung der Stiele ein, welche zur Folge hat, daß sich die Blüthen auch hier wieder von der Spindel wegwenden und zwar nach zwei Seiten hin. Nur ganz aufrecht stehende wie *I* erhalten ihre Mediane oft parallel zur Spindelaxe. Einige Figuren werden den Verlauf der geotropischen Aufrichtung (Vertikalbewegung) und der Lateralbewegung am besten veranschaulichen (Fig. 18 u. 19). Die horizontal liegende Spindel *s* ist dabei quer durchschnitten gedacht. Auch hier gilt für die Lateralbewegung, welche immer so auftritt, daß die Blüthe auf dem kürzesten Wege nach außen gerichtet wird, sonst das gleiche, was oben bezüglich ihres Charakters gesagt ist. — Von allem anderen abgesehen, leuchten die Vortheile der Lateralbewegung für die Auffälligkeit und für die günstige Stellung der Blüthen zum Insektenbesuch ein; an der streng abwärts gerichteten Spindel wäre derselbe ohne seitliche Verschiebung der Blüthen aus der Medianebene gar nicht möglich gewesen. Für die Ermöglichung desselben ist also in umfassender Weise Sorge getragen, so daß man mit Recht darüber erstaunen muß, wenn man bedenkt, in wie seltenen Fällen eigentlich die Blüthen in der freien Natur diese Bewegungen in ihrem ganzen Umfange nöthig haben. Freilich sitzen nicht alle Blüthen an streng lothrecht gerichteten Hauptspindeln, sondern es sind damit auch seitliche, in geringem Grade plagiotrope kleine Nebenspindeln besetzt und außerdem giebt es eine Unterart des Aconitum Napellus, das Aconitum cernuum Wulf, dessen verzweigte Spindel herabhängt und dessen Blüthen dementsprechende

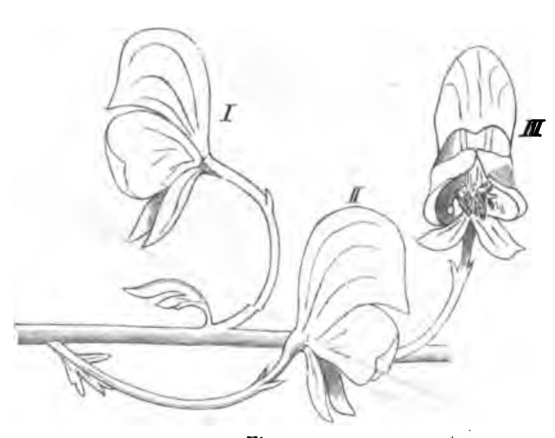


Fig. 17.

Biegungen auszuführen haben. Es wird im Allgemeinen jedoch selten sich ereignen, daß eine Blüthenspindel des Eisenhutes, wie wir es gethan haben, an der Spitze abwärts festgehalten wird. Die im Freien häufigsten Unfälle bestehen in einer Umknickung oder Umlegung des aufstrebenden blüthentragenden Axentheiles und da ist in der Jugend durch dessen negativen Geotropismus für die Wiederaufrichtung gesorgt. Dabei war es mir von Interesse, zu erfahren, ob durch den negativen Geotropismus der Spindel für alle geöffneten Blüthen gesorgt wird, mit anderen Worten, ob die krümmungsfähige Zone derselben sich unterhalb der ältesten geschlechtsreifen Blüthen befindet. Es hängt diese Frage mit dem Wachsthum des Blüthenschaftes eng zusammen und sie wurde denn auch bei einer Reihe von verschiedenen Gattungen auf doppelte Weise in Angriff genommen, — durch Feststellung der Region stärksten Wachsthums mittels Tuschmarken und durch praktische Versuche.

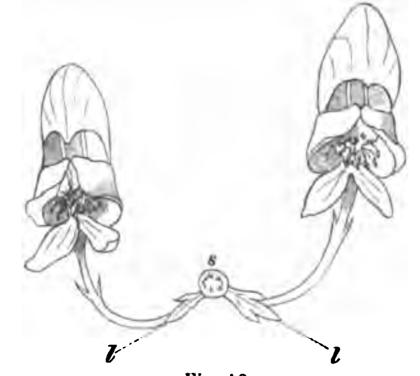


Fig. 18.
Seitliche Blüthen an wagerechter Spindel nach der Vertikalbewegung.

Verwandt wurde zu demselben neben Aconitum Napellus A. Lycoctonum L., Delphinium Ajacis L. die über 2 Meter hohen Pflanzen des Delphinium altissimum Wall., außerdem Linaria italica Trev., vulgaris L., Antirrhinum majus L., Chelone barbata Cav., Digitalis purpurea L., Orchis latifolia L., O. maculata L. und Orchis coriophora L. Es zeigte sich dabei, daß die geotropisch sich krümmende Stelle der Spindel nicht immer unterhalb der geöffneten Blüthen liegt, aber durchgängig mit wenigen individuellen Ausnahmen unterhalb der noch geschlossenen Knospen, daß also meist nur ein geringer Theil der offenen Blüthen von dem negativen Geotropismus der Mutteraxe nach deren Umknicken Vortheil zieht. Das Aufrichten der Spindel geschieht aber dabei so rasch, daß die dadurch gehobenen Blüthen kaum Zeit finden, auf die abnorme Lage, in die sie gebracht waren, zu reagiren. Die nicht vollständig seitens der Spindel wieder emporgerichteten Blüthen führen nachträglich dann ihre Eigenbewegungen

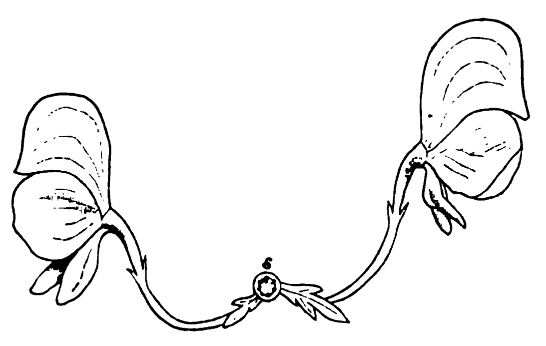


Fig. 19.
Dieselben nach der darauf folgenden Lateralbewegung.

aus, durch welche die Normalstellung mehr oder weniger vollständig erreicht wird; es gelingt ihnen das in dem Maße ihres Alters in verschiedener Weise, indem die jüngsten dieses Ziel meist vollständig, die ältesten im Abblühen begriffenen Blüthen meist aber nicht mehr erreichen. Im Großen und Ganzen wird den einzelnen Blüthenstielen bei Pflanzen mit orthotroper Mutteraxe selten die Aufgabe zufallen, für grobe Lageveränderungen aufzukommen.

Wie Aconitum Störkianum Rchbch. und A. Napellus, so verhielten sich auch die übrigen untersuchten Aconita vom Habitus der soeben besprochenen.

Nachdem wir nun bei einem verhältnißmäßig günstigen Versuchsobjekt, wie Aconitum Störkianum es bietet, die hier in Betracht kommenden Eigenschaften der Blüthenstiele kennen gelernt haben, soll in Bezug darauf noch eine Reihe anderer Objekte geprüft werden. Eine systematische Reihenfolge wird dabei nicht beobachtet werden, weil dieselbe außer der Natur der Sache liegt und nur zu unnatürlichen Trennungen und Zusammenfassungen Anlaß geben würde. Da es sich herausgestellt hat, daß die Blüthen, welche im Verhältniß zu deren Dicke lange Stiele haben, zur Ausführung der Orientirungsbewegungen am besten ausgerüstet sind, so sollen dieselben hier im Allgemeinen den Vorrang genießen. Was zunächst diese Thatsache selbst betrifft, so zeigt eine ganz einfache Überlegung, auf die eigentlich kaum einzugehen nöthig wäre, daß bei gleichem geotropisch oder heliotropisch angeregtem Zuwachsvermögen der Längeneinheit einer Seitenkante, der Effekt der Krümmung bei einem langen dünnen Stiele bedeutend den eines kurzen und dicken Stieles übertrifft. Wie viel das ausmacht, ersieht man leicht aus nebenstehender Figur, bei welcher gleich dicke Stiele angenommen sind und das Verhältniß der verlängerten zur nicht verlängerten Seite das von 4 : 3 ist. Das Ende des kurzen Stiels (Grenze bei *I*) hat dadurch eine Richtungsänderung von 45°, das des doppelt so langen (Grenze *II*) eine von 90 und das des viermal so langen (Grenze *III*) eine von 180 Bogengraden erfahren. Ceteris paribus ist also der Krümmungseffekt direkt proportional der Länge des Stieles. Es versteht sich von selbst, daß für den praktischen Fall nur die Länge der wirklich krümmungsfähigen Region in Betracht zu ziehen ist.

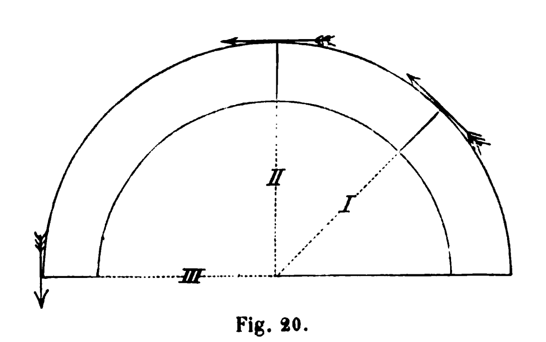


Fig. 20.

Dictamnus Fraxinella Pers.

Bei dieser Rutacee liegt der instruktive Fall vor, daß bei ganz regelmäßiger und radialer Anordnung und fast gleichmäßiger Ausbildung der analogen Blüthentheile eine Zygomorphie einzig durch Krümmungsbewegungen beim Öffnen der Blüthen eintritt.

Die in der Knospenlage ziemlich gleich großen (die untern gewöhnlich etwas länger) Petala weichen bei der Entfaltung derart auseinander, daß vier Kronblätter aufwärts gerichtet werden, während das vordere untere mehr oder weniger abwärts gerichtet, eine Art Lippe bildet. Ähnliche Nutationen führen die Stamina aus, welche in der Knospe ebenso in fast gleichmäßiger Ausbildung den Diskus und den Fruchtknoten umgebend, sich später in der bekannten Weise abwärts legen, wobei die oberen an Größe etwas zunehmen.

Trotz dieser fast radiären morphologischen Ausbildung gehört die Blüthe nichts destoweniger zu den echt zygomorphen Blüthen, sie ist ein streng dorsiventrales Gebilde, was gegenüber den viel symmetrischer ausgebildeten, aber unwesentlich-zygomorphen Blüthen von Compositen, Umbelliferen, Cruciferen besonders hervorgehoben zu werden verdient.

Am 24. Mai wurden die Blüthenspindeln dreier Pflanzen, welche mit Knospen verschiedenen Alters besetzt waren, zum Theil in umgekehrte, zum Theil in horizontale oder schräge Lage gebracht. Am 25. Mai waren bereits alle Blüthen durch Vertikalbewegung in normaler Orientirung zum Horizont — aber an den abwärts gekehrten Blüthenständen alle der Spindel zugekehrt. Am 26. Mai begannen die älteren Knospen und inzwischen geöffneten Blüthen durch Lateralbewegung sich von der Spindel abzuwenden und waren nach verhältnißmäßig kurzer Zeit, am 28. Mai, fast durchweg direkt von der Spindel abgewendet. Auch hier war die Lateralbewegung bei verschiedenen Blüthen in verschiedenem Maße und an verschiedenen Seitenkanten aufgetreten, theils gegen das Licht hin, theils von ihm weg erfolgt.

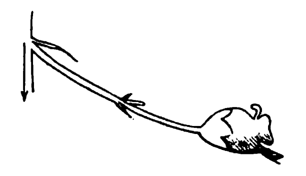


Fig. 21.
Scrophularia-Blüthe an abwärts gehaltener Spindel.

Ältere Blüthen, deren Spindeln dann abwärts gebogen wurden, führten wie die älteren Aconitum-Blüthen nur am oberen Ende der Stiele noch die mediane Bewegung, oft nur zum Theil aus, die Lateralbewegung unterblieb ganz. Ein wesentlich neuer Faktor tritt bei dieser Pflanze nicht zu Tage.

Scrophularia nodosa L. und Scr. Neesii Wirtg.

Diese beiden Pflanzen bieten mit ihren leichten, fast horizontal ausgestreckten Blüthen auf langen und dünnen Stielen sehr elegante Versuchsobjekte dar.

Am 21. Juni 11 1/2 Uhr Vormittags wurden einige Rispen in der bekannten Weise abwärts (Fig. 21), einige andere horizontal oder schräg befestigt. Um 6 Uhr Abends desselben Tages war an allen Blüthen schon eine

kräftige Vertikalbewegung bemerkbar; die Blüthen waren dadurch mit ihren Axen fast senkrecht aufwärts gerichtet und diejenigen dabei die vorgeschrittensten, welche an senkrecht abwärts gerichteter Spindel diese Vertikalbewegung als Medianbewegung ausführten (Fig. 22). Ein ziemlich stark hervortretendes epinastisches Verhalten kam den letzteren dabei zu statten und es zeigte sich dasselbe bei diesem Objekte auch ganz besonders deutlich an horizontal fixirten Blüthen, deren rechte oder linke Flanke erdwärts gerichtet war. Neben der geotropischen Aufwärtskrümmung war eine epinastische Einwärtskrümmung der Ventralseite hier immer deutlich hervorgetreten. Am 22. Juni war die geotropische Aufrichtung schon so weit vorgeschritten, daß die Blüthen ihre richtige Erdlage — wie in Folgendem kurz die Orientirung zur Lothlinie bezeichnet werden soll — meist erreicht hatten, andere waren noch nicht ganz in dieselbe eingerückt und mit ihrer Axe noch mehr oder weniger zenithwärts gerichtet.

Die Lateralbewegung war an allen Blüthenstielen schon aufgetreten, das Resultat derselben machte sich aber in anderer Weise geltend, als bei Aconitum, indem die laterale Krümmung etwa in die nämliche Region fiel,

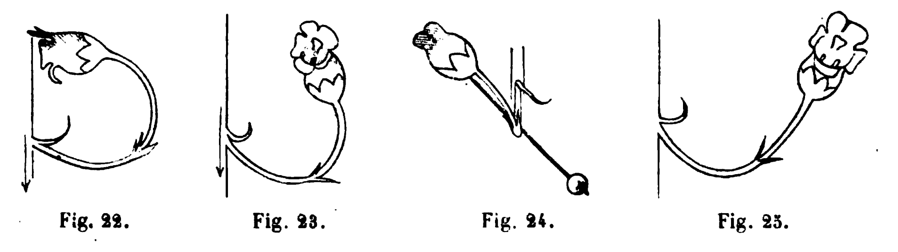


Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25.

in der auch die mediane Krümmung vor sich gegangen war. Es resultirt daraus die auffallende Erscheinung, daß die Blüthen zunächst seitlich umgekippt werden, wie es aus der Skizze (Fig. 23, 24) hervorgeht.

Das Auffallende dabei ist, daß durch die Lateralbewegung dann eine seitliche schiefe Lage (Fig. 24, 25) erzielt wird, aus welcher sich die Blüthe durch geotropische Aufrichtung energisch erheben würde, wenn man sie künstlich in dieselbe hineingebracht hätte. Dem negativen Geotropismus des Stieles, der sich durch Wachsthumsförderung der hier erdwärts gerichteten linken Flanke geltend macht und dessen Wirkung dahin führen würde, die Blüthe aufrecht zu stellen, wirkt hier die Lateralbewegung der rechten Kante entgegen und überwindet den ersteren vollständig.

Es ist das für den Charakter der Lateralbewegung ein sehr wichtiger Punkt.

Der weitere Verlauf der Einführung der Blüthe in die normale Lage gegen Spindel und Erdradius läßt sich besser aus den beigegebenen Skizzen ersehen, als sich dies mit Worten beschreiben läßt. Im Übrigen macht sich

hier wieder die bekannte Unabhängigkeit der lateralen Bewegung vom Lichte geltend, wie sich überhaupt ein Heliotropismus von irgend welcher Bedeutung an den Blüthenstielen nicht bemerkbar macht. Auch an Waldrändern, dicht an und unter Gebüschen, waren alle Blüthen gerade aus, gleichgültig, ob nach dem Hellen oder dem Dunklen zu gerichtet.

Bei einer ganzen Anzahl von Versuchsobjekten hat es sich nun gezeigt, wie die normale Erdlage von invers fixirten Blüthen durch eine einfache geotropisch-epinastische Medianbewegung erreicht wird. Wir haben aber auch weiter gesehen, daß es bei der erlangten Normalstellung zum Horizont keineswegs immer bleibt, sondern daß eine energische, weitere Bewegung, eine Lateralbewegung eingeleitet wird, welche in Verbindung mit dem ununterbrochen fortwirkenden negativen Geotropismus zum Resultate hat, daß die Blüthe von der Spindel ab nach außen gerichtet wird (Fig. 22—26). Es wird für eine normale Lage zur Mutteraxe ebenso gesorgt, wie für die normale Lage zum Horizont. Dafür spricht auch schon der Umstand, daß die Lateralbewegung — wenn sie sich überhaupt so weit geltend macht — nur so lange thätig ist, bis die Blüthe direkt von der Spindel abgewandt, nach außen schaut. Eine weitere Lateralkrümmung würde selbstverständlich das erneute Hinbiegen der Blüthe zur Spindel zur Folge haben; diese unterbleibt aber in der Regel, und wenn sie ausnahmsweise durch Nachwirkung einmal auftritt — wie dies an einzelnen Blüthen von Aconitum Störkianum Rchbch., Aconitum pyramidale Mill., auch an Scrophularia nodosa L. beobachtet wurde — so wird ein solches Überschwenken wieder rückgängig gemacht.

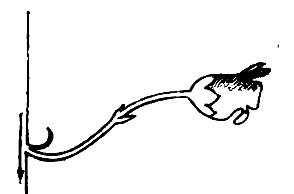


Fig. 26.

Bei der Lateralbewegung macht sich also ein ganz bestimmtes Endziel, die normale Lage zur Spindel geltend, gerade so, wie es die lothrechte Aufwärts- oder Abwärtskrümmung bei dem negativen oder positiven Geotropismus ist. Es werden sich weiterhin noch der Bestätigungen dafür genug finden und besonders sind in den Orchideen Objekte geboten, bei denen dieser Punkt besonders deutlich werden wird. Nach allen gemachten Erfahrungen glaube ich die Berechtigung zu haben, das Wegwenden der Blüthe von der Mutteraxe gerade so, wie das Einführen derselben in eine bestimmte Gravitations- und Lichtlage, als eine besondere Eigenschaft der betreffenden Pflanzentheile aufzufassen. Diese Eigenschaft, welche sich als ein Streben darstellt, das Organ in gerader Linie von der Mutteraxe wegzuwenden, diese gleichsam zu fliehen, soll in Folgendem, um nicht immer umschrieben zu werden, mit dem Ausdruck Exotropie[1]) (Außenwendigkeit),

1) Das Wort ist absichtlich nicht, dem »Geotropismus« analog, auf ismus gebildet.

die Organe, welche diese Eigenschaft besitzen, als exotropisch bezeichnet werden. Bezüglich dieser Eigenschaft von gewissen Pflanzentheilen, sich exotropisch zu stellen, habe ich natürlich vorläufig nur den Effekt im Auge. Daß ein gewisser Einfluß von der Spindel selbst ausgeht, den wir unter den dunklen Begriff der Correlation zu stellen hätten, ist mir, wie aus später noch mitzutheilenden Versuchen hervorgeht, wahrscheinlich; es fehlt dafür aber noch an zwingenden Hinweisen. Jedenfalls ist der Effekt die Auswärtsrichtung des Organes und auf diesen und den damit verbundenen Vortheil kommt es für die Pflanze allein an. Es wird hier also in der Folge nicht mehr als Zufall betrachtet, wenn am Blüthenschaft eines Eisenhutes, eines Diptam, eines Ritterspornes oder der Braunwurz alle Blüthen gerade ab von der Spindel stehen, ohne sich an einseitige Lichteffekte zu kehren.

Immerhin könnte das streng apotropische Verhalten noch einem heliotropischen Indifferentismus zugeschrieben und die rundum gleichmäßige Blüthenstellung auf den Ort der Entstehung und Entfaltung zurückgeführt werden. Nach dem vorher Gesagten betrachte ich die Sache augenblicklich anders.

Ein heliotropischer Indifferentismus existirt in der That bei diesen Blüthen denn auch nicht, durch Steigerung mittels theilweisen Etiolements kann man das Vorhandensein der heliotropischen Reizbarkeit in diesen Stielen nachweisen und ich interpretire die Lichtwendigkeit solch empfindlich gemachter und stark einseitig beleuchteter Objekte mit der Annahme, daß der gesteigerte Heliotropismus erst im stande ist, gegenüber der gleichbleibenden Exotropie die von der letzteren angestrebte Richtung zu ändern. Die Blüthenstiele obgenannter Pflanzen besitzen also thatsächlich auch Heliotropismus, derselbe wird aber unter gewöhnlichen Verhältnissen überwunden von der Exotropie der Stiele [1]. Es sei an dieser Stelle, wo es sich nur darum dreht, den Begriff der Exotropie in diese Zeilen einzuführen und seine vorläufige Berechtigung zu begründen, noch angeführt, daß heliotropisch seitlich gekrümmte Blüthenstiele bei folgender allseitiger Beleuchtung oder in Finsterniß — geotropisch einseitig gekrümmte bei lothrechter Spindellage sich wieder streng exotropisch stellen. Es ist dabei allerdings schwer zu entscheiden, in wiefern das, was VÖCHTING [2] Rectipetalität genannt hat, in diesen letzteren Fällen eine Rolle spielt. Jedenfalls sind VÖCHTING's Recti- und Curvipetalität, soweit dieselben nicht einfach auf Epinastie und Hyponastie, andererseits aber auf ein Rückschnurren der durch Turgor bloß elastisch gedehnten Membranen [3]) zurückzuführen

1) In diesem Sinne wäre die Angabe WIESNER's l. c. pag. 73 bezügl. Aconitum zu berichtigen. Inwiefern Heliotropismus bei diesen Blüthen »störend« wirken sollte, ist mir nicht klar geworden, zumal gleich darauf bei den zygomorphen Blüthen des Antirrhinum majus der Nutzen der heliotropischen Einseitswendigkeit hervorgehoben wird.

2) l. c. pag. 30 u. folg.

3) Das für die Beurtheilung der Rectipetalität radiär gebauter Organe so wichtige

sind, mit unserer Exotropie insofern verwandte Erscheinungen, als sie auch nur aus der Correlation des Wachsthums verständlich werden, und nur insofern einen Sinn haben, als dadurch vortheilhafte Richtungs- und Gestaltverhältnisse erzielt werden, auf welche sich der orientirende Einfluß äußerer Richtkräfte allein nicht erstreckt. Gewiß hat aber die exotropische Lateralbewegung median gekrümmter Blüthenstiele mit einer Rectipetalität, welche ein gleiches Längenmaß der Organseiten anstrebt, nichts zu thun, so daß die Exotropie als eine selbständige Eigenschaft, als eine Art den betreffenden Pflanzentheilen selbst innewohnender Richtkraft aufgefaßt werden muß.

Bei Betrachtung der Bewegungen der Scrophulariablüthe fällt mehr, als bei irgend einer anderen bisher betrachteten, das statische Moment in die Augen, welches das Gewicht der Blüthe auf dem langen, fadendünnen Stiele veranlassen muß. Gerade bei den beigegebenen Skizzen von Scrophularia muß dies besonders auffallen und die Berücksichtigung desselben vermißt worden sein. — Das statische Moment wurde in seiner Wirkung auf Bewegungen, speciell Drehungen von Pflanzentheilen meines Wissens zuerst von H. de Vries näher studirt und beschrieben und bei den von mir angestellten Versuchen durch Ent- und Belastungen beständig in Betracht gezogen. Es würde zu weit führen, sollten die diesbezüglichen Erfahrungen bei jedem einzelnen Versuchsobjekt besonders angeführt werden, und es soll deshalb die Rolle, welche einer einseitigen Belastung bei den Bewegungsvorgängen der Blüthen zufällt, an dem einen Beispiel der Scrophularia geprüft und zugleich allgemeiner betrachtet werden.

Unzweifelhaft übt bei der median der Spindel zugekrümmten Blüthe von Scrophularia (Fig. 22) diese einen gewissen Druck auf den gebogenen Stiel aus, dahingehend, denselben in eine schärfere Curve zusammen zu pressen oder seitlich umzuschlagen. Ersetzen wir die Blüthe nur durch ein Gewichtchen von einigen Grammen, so geschieht dies mit Leichtigkeit in wenigen Augenblicken; die leichte Corolle wird dagegen in dieser Lage augenscheinlich erhalten und es fragt sich nur, ob der Stiel dies auch auf die Dauer aushält oder ob er doch, aber sehr langsam, diesem Druck nachgiebt, wie es de Vries bei anderen Pflanzenorganen unter ähnlichen Bedingungen annehmen zu müssen glaubt.

Um darüber zu entscheiden, wurden zunächst Versuche so angestellt, daß durch Gegengewichte das in Betracht kommende Gewicht der Blüthen-

Criterium, daß die vorher inducirte Krümmung bereits durch echtes Wachsthum der Membranen fixirt war, bevor am Klinostat Geradestreckung erfolgte, hat Vöchting zu beachten leider unterlassen.

Es wäre durch Controlexemplare, die der Plasmolyse unterworfen werden mußten, festzustellen gewesen, inwieweit dies der Fall war. Daß die Geradstreckung nicht eine vollständige war, beruht vielleicht gerade auf dem ersten Wachsthum oder der unvollkommenen Elastizität der Membranen und nicht »offenbar auf einer Hemmung, die ihren Sitz in der Textur des Gewebes hat«.



theile einerseits eliminirt, andererseits durch Belastungen überboten war, die in conträrem Sinne wirkten.

Wenn wir letzteren Fall in's Auge fassen, so musste dadurch das Gegentheil von dem bewirkt werden, was das Gewicht der Blüthe ausmachte, auch dann, wenn man annimmt, das Gewicht des Organes wirke nicht direkt als drückendes Gewicht, sondern übe als solches einen Bewegungsreiz auf die tragenden Gewebe aus. Eine große Anzahl von Scrophulariaknospen und -Blüthen, im Ganzen 32 Stück, wurden zunächst in normaler Stellung oben mit rechteckigen Kartonstückchen beklebt, welche nach einer Seite beträchtlich überstanden. Die Kartonstückchen waren 8 × 3,75 mm groß und wogen, da ein 50 × 50 mm großes Quadrat desselben weißen Kartons 1,0405 g wog, einzeln 0,013 g, eine dem Gewichte der Korolle immer noch mehrfach überlegene Last.

Ein kleiner Theil der Blüthen war, statt mit Kartonstückchen beklebt, quer mit feinen Nähnadeln durchstochen, welche so gesteckt waren, daß sie einen einseitigen Zug ausüben mußten. Die Blüthenstände wurden darauf — 23. Juli Abends — abwärts fixirt und gegen eventuell eintretenden Wind und Regen durch Glasscheiben geschützt.

Am Morgen des 24. Juni waren alle Blüthen durch Mediankrümmung aufwärts gekrümmt, ohne daß sich zwischen den um's Vielfache belasteten und den zur Controle unbelastet gebliebenen Blüthen ein durchgehender Unterschied bemerkbar gemacht hätte. Die geotropische Aufwärtskrümmung am Stiel überwindet also mit Leichtigkeit größere, als die normal gebotenen Hindernisse. — Von Interesse war nun die Art der Lateralbewegung. Der Natur der Sache nach, da nämlich diese letztere an keine bestimmte Seite gebunden ist, mußte sich das Experiment bezüglich der Wahl der einseitig überlasteten Seite auf gutes Glück verlassen und es mußte von vornherein vorausgesetzt werden, daß nur diejenigen Resultate eigentlich von Werth sein könnten, wo eine Lateralkrümmung dem Zug der Last entgegen eintreten würde. Reine Zufallssache ist es daher, daß von den 32 Blüthen 9 jenes Verhalten zeigten, daß die Lateralkrümmung entgegengesetzt dem Zuge des Übergewichtes eintrat, letzteres dabei überwindend. Instruktiver ist vielleicht noch eine andere Variation des Versuches, wobei stählerne, mit Glas- und Lackknöpfchen versehene Nadeln so an die Blüthe befestigt wurden, daß der Glasknopf an dem einen Hebelarm als Gegenlast gegen die Blüthe am andern Arm wirkte, wobei die Basis des gekrümmten Stiels als Stützpunkt diente. Es waren dabei die Resultate von entscheidender Bedeutung und ausschlaggebend, welche in der vorhergehenden Skizze (Fig. 24) dargestellt sind, wo also die Lateralbewegung dem wirkenden statischen Momente aktiv entgegenwirkte. Dasselbe Resultat, nämlich eine aktive Lateralbewegung, die unter Umständen einer starken einseitigen Belastung entgegenwirkt, lieferten außer Scrophularia alle andern daraufhin untersuchten Blüthen, sofern nur das Übergewicht nicht zu grob gewählt war.

Dasselbe darf jedoch in allen Fällen das doppelte bis das dreifache desjenigen Gewichtes ausmachen, welches von den Blüthentheilen selbst verursacht wird.

Einseitiges Übergewicht spielt also bei unseren Objekten nicht die Rolle bei der Drehung, welche demselben durch den Vorgang DE VRIES' zugeschrieben wird; diesem Punkte habe ich gerade wegen dieser abweichenden Resultate ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Ohne zunächst auf künstlich angestellte Versuche weiter einzugehen, sei einmal das natürliche Verhalten von einzelnen Blüthen näher betrachtet, welches sich der von H. DE VRIES gegebenen Erklärungsweise nicht einfügen läßt. Es betrifft dies alle jene zygomorphen Blüthen, deren obere Theile schwerer sind, als die unteren, oder die doch wenigstens am Stiele so angesetzt sind, daß der Schwerpunkt der Blüthe über den Ansatzpunkt des Blüthenstieles fällt. Wenn sich ein derartiges Gebilde nicht geradezu genau im labilen Gleichgewicht befindet, so hat es die mechanische Tendenz, umzukippen in das stabile Gleichgewicht. Dazu müßten nach der DE VRIES'schen Vorstellung einmal alle die Blüthen von Tropaeolum majus L. und minus L., von Aconitum Lycoctonum, Scutellaria altissima L., Salvia splendens Ker. u. v. a. verurtheilt sein, wenn sie sich nicht haarscharf im labilen Gleichgewicht befänden. Dieselben Blüthen, in inverse Lage und dadurch in das stabile Gleichgewicht eingeführt, dürften sich nach derselben Annahme niemals daraus durch Torsion in ihre Normalstellung erheben, was sie alle, wie sie da aufgezählt sind, trotzdem in kurzer Zeit thun. Man sieht aus diesen wenigen Beispielen schon, daß die consequenten Folgerungen jener rein mechanischen Erklärungsweise bald ad absurdum führen, und daß es eigentlich kaum mit Gegenbelastungen angestellter Versuche bedarf, um die Unzulänglichkeit derselben darzuthun. Dessenungeachtet wurden an jedem einzelnen Versuchsobjecte Experimente derart angestellt, wie sie eben bei Scrophularia beschrieben wurden, aber immer mit demselben negativen Resultate.

Zum Überfluß wurde dann noch so verfahren, daß das Gewicht der Blüthen dadurch eliminirt wurde, daß dieselben unter Wasser getaucht die Richtungsbewegungen auszuführen hatten. Ein großes cylindrisches Gefäß von hellem Glase wurde mit reinem Quellwasser gefüllt und an quer übergelegten Stäben die zu untersuchenden Blüthenstände mit dem basalen Ende so befestigt, daß deren Schnittfläche unter Wasser tauchte.

Verwandt wurden zu den Experimenten Blüthenspindeln von Dictamnus Fraxinella, Scrophularia nodosa, Linaria striata, deren Blüthen einzeln auf dem Wasser schwammen und bei denen von einem Zuge nach unten im Wasser keine Rede sein konnte. An der Spitze der Spindeln wurden Fäden befestigt, an deren freiem Ende Glasstäbchen herabhingen mit der Aufgabe, die Spindel senkrecht abwärts zu halten. Das Ganze wurde an einem warmen Südfenster morgens 8 Uhr aufgestellt.

Median- und Lateralkrümmungen gingen unter Wasser ganz ebenso vor sich, wie in freier Luft, und hatten bald bewirkt, daß die einzelnen Blüthen in normaler Weise zur Lothlinie und zur Spindel standen.

Für die Medianbewegung, welche wir als geotropische Krümmung kennen lernten, war dies vorauszusehen, denn deren Unabhängigkeit vom Eigengewicht des Organes steht längst fest.[1]) Daß die Torsion der Stiele aber in gleicher Weise wie in der Luft vor sich geht, zeigt, daß es sich dabei um etwas ganz anderes, als um eine bloße mechanische Belastungswirkung handelt.

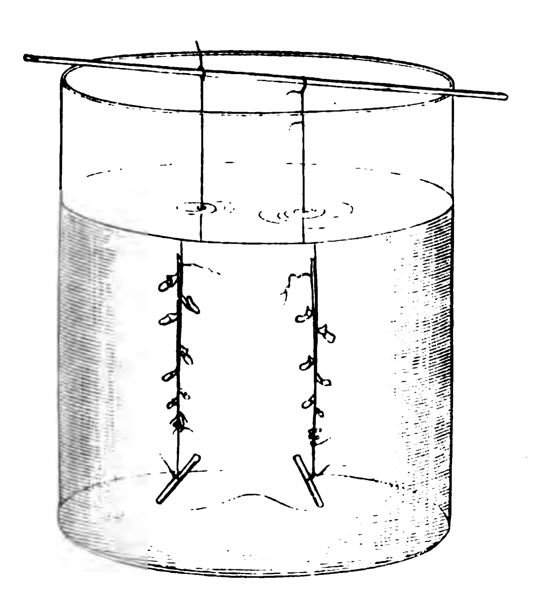


Fig. 27.

Es zeigte sich im Gegentheil bei allen in dieser Richtung angestellten Experimenten, daß der Stiel allen Belastungen, die auf ihn einwirken, vollständig gewachsen ist, daß er alle jene mechanischen Hindernisse energisch zu überwinden im stande ist, wenn es sich nur darum handelt, die Normalstellung der Blüthe zu erwirken. Die einseitige Belastung, das statische Moment eines Organes, ist also ein Umstand, dem man zu bedeutende Wichtigkeit beigemessen hat und mit dem wir, den gemachten Erfahrungen zufolge, im Laufe dieser Untersuchungen — bis auf wenige Ausnahmefälle, wo sich die Beschaffenheit der Organe gerade darauf zuspitzt — nicht mehr zu rechnen haben werden.

Wir wenden uns nach dieser Auseinandersetzung zu Versuchen mit Pelargonium.

Die Blüthen dieser Gattung unterscheiden sich von denen der echten Geranien durch ihre mehr oder minder ausgesprochene Zygomorphie, welche

1) Schon bei Bonnet, Rech. sur l'us. des feuilles findet sich die geotropische Aufwärtskrümmung eines Malvenblattes unter Wasser auf 2 Kupfertafeln (Pl. 14 u. 15, Mém. 2).

sich durchweg in dem median oben gelegenen Kelchsporn geltend macht, außerdem aber in der Gestalt und Ausbildung von Corolle und Andröceum sich ausspricht. Bei der hier untersuchten Form ist dieselbe sowohl in Gestalt, wie in der Lage von Kelchblättern (1 oben, 4 abwärts gerichtet), von Kernblättern (2 kleinere dunkel geaderte oben, 3 größere einfarbige unten) und Andröceum (7 fruchtbare Stamina, untere größer) ausgedrückt.

Der doldenartige Blüthenstand ist hier auf einem langen Stiele, der morphologischen Fortsetzung des ihn tragenden Stamminternodiums (dichasisches System) aufsitzend, und aus einzelnen Wickeln verschmolzen, so daß in demselben Blüthen sehr verschiedenen Alters zusammenstehen, die der Reihe nach zum Aufblühen gelangen. Der Blüthenschaft selbst ist schon sehr früh durch eine scharfe und, wie sich zeigte, geotropische Biegung abwärts gerichtet und die Blüthenknospen daran gerade gestreckt, auch erdwärts gewandt.

Sobald die erste Blüthe aber ihrem Entfalten nahe ist, geht der positive Geotropismus des Schaftes rasch in den negativen über; der letztere richtet sich auf und bringt dadurch die ersten Blüthen in ihre normale Erdlage. Für die jüngeren Knospen muß die abwärts gerichtete Lage jedoch von Vortheil sein; sie krümmen sich alle durch scharfe Biegung ihres basalen Stielendes wieder der Erde zu, so daß sie wie geknickt herabzuhängen scheinen. In demselben Maße, als an sie die Reihe des Aufblühens kommt, richten sie sich mit Hilfe ihres eigenen Stieles aufwärts, eine Bewegung, welche die ältesten Blüthen der Inflorescenz, dank der Krümmung des Schaftes, nicht auszuführen hatten. Daß alle die berührten Krümmungen wirklich aktiver geotropischer Natur und nicht durch das Gewicht der betreffenden Theile veranlaßt sind, geht aus Versuchen hervor, die unter Wasser, und anderen, die mit Hilfe eines Gegengewichtes an zweiarmigem Hebel angestellt wurden.

Die Pelargonium-Blüthen wurden wieder in der einfachen Weise in inverse Lage gebracht, daß der Blüthenschaft abwärts fixirt wurde. Während dann die jungen Knospen sich wieder durch Bewegung ihrer Stiele abwärts bogen, beschrieben die zum Öffnen bereiten Knospen und bereits geöffneten Blüthen einen Bogen aufwärts und zwar durch Mediankrümmung, wenn der Schaft streng vertikal abwärts gerichtet war; in anderen Fällen war es die jeweils erdwärts gerichtete Kante, welche im Wachsthum gefördert wurde. Bei langstieligen Formen des Pelargonium zonale waren es fast ausschließlich die freien Blüthenstiele, welche die Krümmung ausführten und dadurch die Dorsalseite wieder nach oben brachten; bei kurzstieligen wirkte aber auch der mit der Kelchröhre verschmolzene Theil mit.

Nach Vollzug der Medianbewegung, welche bei allen Blüthen nicht mehr vollständig eintrat, begann dann die Lateralbewegung sich auch hier geltend zu machen, um die Blüthe wieder nach außen zu drehen. Etwas wesentlich Neues boten diese Bewegungen bei Pelargonium nicht.

Es wäre höchstens darauf hinzuweisen, daß das Verhalten der Theile des Blüthenstieles ein verschiedenes ist, je nach der Länge des Kelchspornes, welcher mit demselben verwachsen ist. Bei manchen Arten und Varietäten ist derselbe kurz entwickelt und der Blüthenstiel auf eine große Strecke frei; bei diesen führt dann der freie Theil derselben die Bewegungen allein aus. Wo hingegen der Kelchsporn weit über die Hälfte des Stieles sich herabzieht — bis zu sieben Achtel desselben — da macht auch der Sporn die Bewegungen mit.

Wenn wir nun übergehen zu Versuchen mit Viola tricolor Lin., so tritt uns hier eine Blüthe entgegen, deren Zygomorphie in allen ihren Theilen deutlich hervortritt. So ist das Gynäceum durch den eigenartig geformten Griffel streng median zygomorph, ebenso das Andröceum, die Corolle und der Kelch, wie denn auch der dorsiventrale Bau sich in dem Blüthenstiel schon äußerlich zu erkennen giebt.

Der untere Theil der Blüthenstiele, bis etwa zu den beiden seitlichen Vorblättchen, ist beinahe streng negativ geotropisch, schwach plagiotrop, er ist auch bei schräg liegender oder hängender Mutteraxe mehr oder weniger gerade aufwärts gerichtet. Der obere Theil des Stieles (etwa von den Vorblättchen an) zeigt dann etwa in seiner Mitte eine mediane Krümmung nach abwärts, wobei die dorsale Seite die längere ist. Dieses Stückchen des Stieles verhält sich physiologisch wie ein ganz besonderes Organ für sich und zeigt auch anatomisch einige Abweichungen vom untern Theile. Letzterer ist ausgesprochen vierseitig, was durch collenchymatische Gewebeleisten, die auf den Kanten vorspringen, besonders hervortritt, und die Dorsiventralität ist in jenem unteren Theile nur dadurch hervortretend, daß die Leisten der beiden Dorsalkanten größer sind, als die der Ventralkanten. Der obere Theil ist dagegen nicht mehr scharf vierkantig, sondern durch allmähliche Verschmelzung der ventralen Leisten mit dem Stielgewebe unten abgerundet, während auf der dorsalen Seite die dortigen Leisten eine tiefe Rinne einschließen.

Der Übergang ist jedoch keineswegs ein schroffer und die Grenze nicht etwa durch die beiden Vorblättchen ganz scharf markirt, wenn sich auch eine kurze Strecke ober- oder unterhalb deren Ansatzstelle die Verschiedenheit der Querschnitte gewöhnlich deutlich geltend machte.[1])

Der besondere Charakter des oberen gekrümmten Stieltheiles, den wir in Kürze Blüthenträger nennen wollen, giebt sich außerdem noch durch einen blauen Farbstoff kund, wie er auch in der Corolle vorkommt. Haben Blüthen von Viola tricolor längere Zeit in gewöhnlichem Alkohol gelegen, ist der violette Farbstoff aus den Kronblättern und das Chlorophyll aus dem

---

1) Bei anderen Individuen von V. tricolor sind die Vorblättchen bedeutend weiter unten am Stiele sitzen geblieben.

Stiele extrahirt, dann zeigen noch die oberen Kronblätter, wie der obere gekrümmte Theil des Blüthenstiels eine schön hellblaue Farbe, die offenbar in beiden Organen identisch ist.

Bezüglich des Wachsthums und der Beweglichkeit der Stiele gilt hier dasselbe, was bei Aconitum bereits constatirt wurde. Die Stiele junger Knospen zeigen geotropische Krümmungen in ihrem unteren basalen Theile, bei eben erst geöffneten Blüthen bewegt sich meist die Mitte des Stieles und bei älteren Blüthen beschränkt sich die Beweglichkeit lediglich auf den Blüthenträger, während der untere durch die Ausbildung eines festen Sklerenchym-Hohlcylinders jede Bewegungsfähigkeit einbüßt. Der obere Theil bleibt für ältere Blüthen daher allein als Bewegungsorgan übrig. Je nach dem Alter und der gegebenen Lage im Raum ist die Art der Rückkehr in die Normalstellung eine verschiedene und die individuellen Abweichungen, welche bei sonst gleichen und gleich behandelten Blüthen eintrat, war immer auf die Inconstanz zurückzuführen, mit der eine Lateralbewegung eintrat oder unterblieb. Etwas wesentlich neues wurde hier nicht bemerkt, wenn man das im Auge behält, was über die

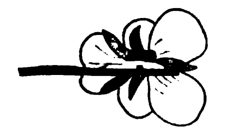


Fig. 28.

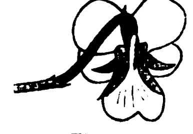


Fig. 29.

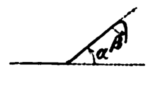


Fig. 30.

Fig. 30 schematisch. Unterer Theil des Blüthenträgers um α gehoben, oberer um β gesenkt.

Reaktionsfähigkeit des Blüthenstieles gesagt ist; sie verfolgten den bekannten Modus in den Bewegungen; es sei nur der eine Fall als charakteristisch für Viola herausgegriffen, wo die Blüthe so horizontal gelegt war, daß eine Seitenfläche des Stieles erdwärts lag, die Mediankrümmung des Blüthenträgers also in eine horizontale Ebene fiel. Man bemerkt dann, daß das basale Ende des Blüthenträgers sich geotropisch aufrichtet, während das Vorderende sich geotropisch abwärts richtet, so daß durch dieses umgekehrt geotropische Verhalten von Basis und Spitze des Blüthenträgers eine Torsion in demselben entsteht (Fig. 28—30).

Der ausgesprochene Heliotropismus des Blüthenträgers muß bei den Versuchen stets genügend berücksichtigt werden und es empfiehlt sich, zu Versuchsobjekten nur solche Blüthen zu wählen, die nicht schon vorher heliotropische Torsionen aufwiesen. Es ist allenfalls noch zu erwähnen, daß die Geschwindigkeit der geotropischen Aufrichtung, wie sie bei jungen Blüthen der Viola beobachtet wurde, eine außerordentlich rasche ist, so daß man oft Gelegenheit hat, an der Blüthe, die einen großen Kreisbogen zu durchlaufen hat, jene mit bloßen Augen direkt wahrzunehmen.

Da es dabei sehr auf die Gunst der äußeren Umstände und auf individuelle Beanlagung der Stiele, nicht aber auf einen Vergleich ankommt, so

hat die Mittheilung der zahlreich darüber aufgezeichneten Tabellen weiter keinen Werth, und es mag zur Beurtheilung der Bewegung die Mittheilung genügen, daß die Spitze des oberen Kelchblattes einer mit der Dorsalseite nach unten horizontal fixirten Blüthe einmal innerhalb 20 Minuten einen Weg von 62 Millimetern zurücklegte.[1])

In günstigen Fällen findet man eine in abnormer Lage fixirte Blüthe bereits nach einer bis anderthalb Stunden wieder in völlig normaler Lage. Plasmolytische Versuche zeigten, daß die rasche Bewegung keineswegs auf ein so energisches Wachsthum zurückzuführen ist, sondern daß es anfangs ausschließlich Turgordifferenzen und elastische Dehnungen sind, welche dieses Resultat hervorrufen. Außerdem lieferten Versuche mittels Doppelmessung — Calibrirung des Blüthenstieles; nach geotropischer Vertikalkrümmung Abwärtsbeugen, bis die Krümmung wieder ausgeglichen war, und darauf folgendes Recalibriren in aufrechter Lage — dasselbe Resultat, daß nämlich die Krümmung in der Hauptsache auf Rechnung einer solchen Turgorzunahme zu setzen ist. Einem ganz ähnlichen Verhalten der Blüthenstiele wie bei Viola tricolor begegnen wir bei Viola odorata L. Eine besondere Beachtung verdienen bei der letztgenannten Spezies noch die oft sehr stark auftretenden Nutationen der Stiele. Trotz der Wirkung des Geotropismus findet man die negativ geotropischen jungen Blüthenstiele, zumal in der Periode des ergiebigsten Wachsthums, stark gekrümmt, median wie lateral, und nutirend. Diese Nutationen machen sich ungestört in ihrem ganzen Effekte geltend, wenn der orientirende Einfluß der einseitig darauf wirkenden Schwerkraft fortfällt, also am Klinostaten. VÖCHTING, welcher die Viola odorata ebenfalls am Klinostaten rotiren ließ, hat meiner Ansicht nach die geotropischen Orientirungsbewegungen und diese spontanen Nutationen, die sich unter Umständen antagonistisch entgegen stehen, nicht genügend auseinander gehalten.[2])

Von den Blüthen mit langen Stielen an normal aufrechter Spindel wenden wir uns nun hin zu denen mit kürzeren oder ganz kurzen Stielen. Wir dürfen nach dem, was über die Bedeutung der relativen Länge der Stiele oben (pag. 214) auseinander gesetzt ist, eine so energische Bewegung und ein so vollkommenes Vermögen, die Blüthe aus jeder gegebenen Lage in die normale zurückzuführen, wie wir sie bislang kennen lernten, nicht mehr erwarten und werden denn auch eine sehr verschiedenartige Fähigkeit in dieser Richtung nunmehr vorfinden.

Es werden hier wesentlich Versuche mit einigen Delphinium-Arten,

1) Es ist damit natürlich nicht gemeint, daß 20 Minuten nach dem Umlegen dieser Erfolg schon eingetreten wäre, vielmehr verstreicht zwischen dem Beginn des Versuchs und dem ersten sichtbaren Eintreten einer Bewegung eine Frist von 12—30 Minuten. Für obige Angabe ist die Zeit von 10 Minuten vor bis 10 Minuten nach der maximalen Bewegung herausgegriffen.

2) l. c. pag. 143.

Aconitum Lycoctonum, Linaria, Antirrhinum, Digitalis und einer Anzahl von Labiaten und Papilionaceen anzuführen sein.

Die untersuchten Delphinium-Spezies, welche mit Blüthenstielen von sehr variabler Länge versehen sind, verhielten sich bei der Rückkehr aus abnormen Stellungen in die normale wesentlich wie Aconitum Napellus.

Durch Vertikalbewegung mit darauf folgender Lateralbewegung wurde die normale Erd- und Spindelstellung bei inverser Lage gewöhnlich rasch und vollständig wieder erlangt. Die große Lebensfähigkeit und Unempfindlichkeit dieser Versuchsobjekte — es wurden verwandt D. Staphisagria L., D. intermedium Ait., D. Ajacis L. und D. cheilanthum Fisch. — gegen grobe äußere Eingriffe gaben mir Veranlassung, hier weitere Versuche über die Aktivität der Lateralbewegung anzustellen.

Bei ganz oberflächlicher Betrachtung der Lateralbewegung konnte man versucht sein, dieselbe auf innere Widerstände zurückzuführen, welche dem fortgesetzten Ausdehnungsbestreben der Dorsalseite gegenüber der Ventralseite im Blüthenstiele entgegenträten, welchen Widerständen dann diese positive Spannung nach der einen oder andern Seite geringeren Widerstandes ausweichen würde.

Obwohl diese Vorstellung die Wahrscheinlichkeit nicht auf ihrer Seite hatte, war es mir doch von Wichtigkeit, experimentell über die Rolle, welche innere Widerstände etwa mitspielen könnten, Aufschluß zu erlangen.

An einigen in verkehrter Lage fixirten Blüthenständen von Delphinium Ajacis wurden zu diesem Zwecke die Blüthenstiele so verletzt, daß an einer Anzahl derselben mittels scharfen feinen Skalpells die Ventralseite, an anderen die rechte oder linke Flanke abgetragen wurde. Die Abtragungen waren verschieden stark bemessen; von leichten Abschürfungen der Oberhaut und der oberflächlichsten Gewebe wurden sie gesteigert bis zu einem Drittel des Stieldurchmessers. Mit Torfmoos und feucht gehaltenem Filterpapier ausgekleidete Glasrecipienten, welche an einem Südfenster — aber selbst im Schatten stehend — postirt waren, nahmen dann die verwundeten Blüthen auf, um eine Austrocknung der Wundflächen zu verhüten. Es war nach einiger Zeit erstaunlich zu sehen, wie wenig die Verwundung die Bewegungsfähigkeit der Blüthenstiele alterirt hatte. Fast alle verletzten Stiele führten die Krümmungen mit derselben Geschwindigkeit und in derselben Art, wie die zur Controle intakt erhaltenen aus. Einige wenige nur hatten offenbar durch die Behandlung stärker gelitten. Trotzdem nun an den verwundeten Stielen die inneren Widerstände einseitig gründlich vermindert worden waren, zeigte sich kein wesentlicher Effekt, welcher auf die rein mechanische Mitwirkung eines solchen bei der Bewegung hätte hindeuten können.

Trotz theilweiser Entfernung der Ventralseite ging da die Mediankrümmung nicht weiter als bei den unverletzten Exemplaren, und bei denjenigen Stielen, welchen eine Seite zum größten Theile abgetragen war,



war es nicht immer die gegenüberliegende unverletzte, welche durch ihre Verlängerung die Lateralbewegung hervorbrachte, sondern sehr oft die schwer verletzte, die sich aktiv verlängerte. Die Lateralbewegung stellt sich also, auch von dieser Seite geprüft, wieder als rein aktive, ja sogar große Schwierigkeiten überwindende Bewegung vor.

Die inneren Widerstände kommen dabei, wo es sich um solche aktive orientirende Kräfte handelt, wie man sieht, kaum in Betracht. Auch bei Aconitum Lycoctonum gehen trotz verhältnißmäßig kurzer Stiele Median- und Lateralbewegung meist nach einander vor sich. Daß die einseitige Last des hohen Kelchhelmes und der Nektarien keinen Einfluß auf die Drehung der Blüthen hat, wurde oben schon bemerkt.

Bei verschiedenen untersuchten Linaria-Species ist die Fähigkeit der Rückkehr in die Normalstellung aus inverser Lage eine verschieden große. Bei Linaria striata wird durch die zunächst eintretende Mediankrümmung der geotropische Grenzwinkel nur in den günstigsten Fällen erreicht, wenn die Knospe noch ganz jung ist. Das Wachsthum des Blüthenstieles reicht aber gewöhnlich nicht mehr zur Ausführung der ganzen Krümmung aus. Ähnlich verhält es sich mit der Lateralbewegung, die in dem eben erwähnten Falle schon sehr bald und lange vor Erreichen des Endeffektes sistirt wird. Nur Knospen mit sehr wachsthumsfähigen jungen Stielen vermögen vollständig in die normale Stellung zurückzukehren.

Ähnliches Verhalten zeigte Linaria italica und Linaria vulgaris L.; die Bewegungen sind langsam. Schon geöffnete und invers fixirte Blüthen führen mittels der Stiele eine leichte Krümmung nach oben aus, bei welcher es meistens bleibt. Knospen zeigen ein stärkeres Bewegungsvermögen, wenn sie auch niemals die Fähigkeit besaßen, aus inverser Lage vollkommen in Normalstellung zurückzukehren. — Median- und Lateralbewegung treten anfangs getrennt, später gleichzeitig wirkend auf. Die Blüthenspindel ist oft von der Stelle ab, wo eben geöffnete Blüthen ihr inserirt sind, stark negativ geotropisch.

Antirrhinum majus L. Die Blüthen sitzen wie bei den vorher besprochenen Linarien rings um die Spindel, die Stiele sind nur ausnahmsweise bei intensiver einseitiger Beleuchtung heliotropisch. (S. Bemerkung pag. 218). Die Blüthenstiele sind ziemlich steil aufwärts gerichtet, liegen in ihrem unteren Theile der Spindel oft eng an und zeigen dabei oft eine ausgesprochene Neigung nach einer Seite hin, so daß die Blüthe nicht senkrecht über dem Ansatzpunkt ihres Stieles von der Spindel absteht. Auf diese seitliche Krümmung werden wir noch näher zurückzukommen haben; zunächst sei aber darauf hingewiesen, daß dieselbe mit dem Heliotropismus nichts zu schaffen hat. Werden Blüthenspindeln des Löwenmaul abwärts befestigt, so ist die Art und Weise der Aufrichtung der Blüthe eine ziemlich verschiedenartige. In seltenen Fällen wurde eine rein auftretende Medianbewegung beobachtet, welcher dann die Lateralbewegung folgte, meist

gingen beide gleichzeitig vor sich, oft sogar trat die Lateralbewegung bedeutend früher auf, als die mediane. In letzterem Falle verlängerte sich an der inversen Blüthe zunächst eine Seitenkante bedeutend, bevor durch eine Wachsthumsverschiedenheit von Dorsal- und Ventralseite der Blüthenscheitel wieder oben hin gelangte.

Es wurde oben erwähnt, daß die Blüthenstiele an der senkrechten Spindel schon seitlich schief geneigt sind; es wird bei senkrecht abwärts gerichteter Mutteraxe eine Seitenflanke also zur Unterseite werden, und diesem Umstand ist die rasche Verlängerung der Seitenkante zum Theil auch zuzuschieben. Aber auch selbst dann, wenn man darauf achtet, daß der Blüthenstiel selbst lothrecht abwärts gerichtet ist, tritt dieselbe Erscheinung, eine Verlängerung einer Seitenkante, ein.

Auch die Fälle waren nicht selten, in denen sich die Ventralseite invers befestigter Blüthen verlängerte und dadurch die Blüthe in die normale Stellung brachte (Fig. 31, 32). Auch auf diese Art Mediankrümmung folgte Lateralbewegung. Es waren gewisse Gartenvarietäten mit roth und weiß geschecktenBlüthen, die sich so verhielten. Am Klinostat stellten sich deren Stiele als hyponastisch heraus, was obiges Verhalten erklärt.

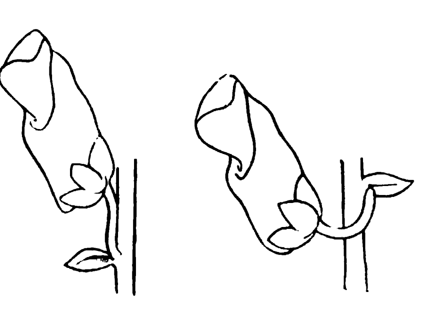


Fig. 31. Fig. 32.

Die Seitenkanten schienen auf den ersten Blick also geotropisch bedeutend empfindlicher zu sein, als die medianen. Versuche, welche das Verhältniß feststellen sollten, bewiesen jedoch, daß in der Weise das Verhalten nicht zu erklären ist, sondern wiesen auf autonome Wachsthumsvorgänge hin. Das Vorhandensein von solchen gab sich gelegentlich von Versuchen mit dem Klinostaten dann auch unverkennbar kund. Wurden in normaler Lage befindliche Blüthenspindeln von Antirrhinum der Klinostatenbewegung ausgesetzt[1]), so zeigte sich, daß die Stiele wie die der meisten zygomorphen Blüthen etwas epinastisch sind und dadurch eine schwache Mediankrümmung erfahren. Bedeutender als diese epinastische Biegung tritt eine autonome Verlängerung einer Seitenkante, und zwar mit großer Energie auf. Es tritt da also eine Eigenschaft auf, welche man analog der Epi- und Hyponastie als Paranastie bezeichnen könnte.

Diese letztere bewirkt, daß der Blüthenstiel auch an der normal gestellten Spindel seitlich überneigt, und es ist nur dem starken Geotropismus

1) Von eingehenderen Klinostat-Versuchen war bisher noch nicht die Rede. Dieselben sollen am Schluß der Arbeit zusammen gestellt werden, wo es sich um die Darlegung der Natur der Lateralbewegung handelt. Bei Antirrhinum, wo sich die Sache etwas anders verhält als sonst, sollten dieselben sofort erledigt werden.

desselben zuzuschreiben, daß die Blüthe durch die Paranastie nicht umgestürzt wird. Es ist aber zu bemerken, daß nicht alle Stöcke von Antirrhinum solche paranastischen Blüthenstiele zeigen und daß auch unter den sonst paranastischen Blüthen eines Stockes einzelne Blüthen sich finden, denen dieses Merkmal fehlt. Die Stiele sind dann, von der ventralen oder dorsalen Seite her gesehen, gerade gestreckt und zeigen am Klinostaten nur Epinastie.

Eingehender konnte ich mich bei der weiter gefaßten Aufgabe mit den Verhältnissen bei Antirrhinum nicht beschäftigen; ich konnte nur sechs Versuche damit am Klinostaten anstellen, da dieser durch eine Menge anderen Materials beständig in Anspruch genommen wurde.

Bei nicht paranastischen Blüthen zeigt sich die Erscheinung der Aufrichtung in der bekannten Weise. Wo bei invers fixirten Blüthen aber durch Paranastie eine Seitenkante zur unteren wird, da wirkt außerdem der Geotropismus an ihrer Verlängerung noch mit.

Bei Antirrhinum tritt also, was zu beachten ist, in manchen Fällen eine autonome Lateralbewegung auf. Bei der Reihe von anderen Pflanzen, bei welchen wir die Lateralbewegung schon kennen lernten, ist dieselbe nicht autonom, was hier vorgreifend bemerkt werden soll, und was auch schon daraus hervorgeht, daß diese Stiele normaler Weise alle gerade gestreckt sind. Bei Stielen, die nicht wie die von Antirrhinum so steil aufgerichtet sind und bei denen demnach die antagonistische Wirkung der Gravitation je nachdem viel geringer ausfiele, müßte sich der Effekt einer paranastischen Krümmung schon in normaler Lage unverfälscht in einer seitlichen Krümmung mehr oder minder geltend machen.

Über weitere Versuche mit kurzstieligen zygomorphen Blüthen, die mit verschiedenen Scrophularineen (Veronica, Digitalis, Melampyrum), Labiaten (Salvia, Monarda, Scutellaria, Lamium, Galeobdolon), Resedaceen (Reseda) und einer großen Zahl von Papilionaceen (Lupinus, Genista, Indigofera, Colutea, Pisum, Vicia, Phaseolus) vorgenommen wurden, können wir hier rascher hinweggehen, da sich mit geringen unwesentlichen Variationen die Vorgänge, sowie wir sie schon kennen gelernt haben, auch hier abspielen. Nach Aufführung einzelner, der kurzen Bemerkung werther Thatsachen dabei soll der Charakter in der Bewegung der ganz kurz gestielten Blüthen noch einmal näher in's Auge gefaßt werden und es ist dann auch am Platze, auf die Einseitswendigkeit zygomorpher Blüthen und deren Ursachen einmal ein flüchtiges Streiflicht zu werfen.

Von der Gattung Veronica wurde nur die Spezies longifolia L. untersucht.

Außer einer geringen Aufrichtung der Blüthe fand an den sämmtlichen Blüthenständen von fünf daraufhin geprüften Stöcken keine weitere Bewegung statt; nur die als junge Knospen der abnormen Lage ausgesetzten Blüthen zeigten neben geringer Mediankrümmung den Beginn der lateralen Bewegung. Bei geöffneten Blüthen ist der Griffel abwärts gebogen, er liegt

dem vorderen unteren Blumenblatte fast auf. Daß diese einseitige Biegung nicht auf spontaner Nutation, wie es bei den Bewegungen der Sexualorgane gewöhnlich der Fall ist, sondern auf Geotropismus beruht, wird durch das Verhalten von invers fixirten Blüthen klar, bei welchen sich der Griffel auch abwärts schlägt und so dem hinteren oberen Blumenblatte sich auflegt. — Nach der von H. Müller[1]) angegebenen Befruchtungsweise für Veronica Chamaedrys L. sind auch die invers bleibenden Blüthen vollkommen befruchtungsfähig.

Von den Labiaten zeigten zwei Gattungen Eigenthümlichkeiten betreffs des Verhaltens der Corolle in abnormer Lage, nämlich Lamium und Scutellaria. Es zeigte sich bisher immer, daß der Blüthenschaft das Hauptorgan für die Aufrichtung der Blüthen abgiebt und daß, wenn dieser daran verhindert wird, die einzelnen Blüthenstiele diese Aufgaben übernehmen. Kelch und Corolle nahmen an den Bewegungen keinen Antheil. Daß namentlich die Corolle zu solchen auch befähigt ist und in manchen Fällen ganz regelmäßig ausführen muß, werden wir bei später zu behandelnden ungestielten Blüthen kennen lernen, und es ist deshalb von besonderem Interesse, daß auch bei gestielten Blüthen diese Fähigkeit schon im Prinzip vorhanden ist. So wurde in wiederholten Fällen bei Lamium album L., dessen Stengel abwärts befestigt waren, eine schwache Torsion in der Blumenröhre beobachtet, die meist 45 Grade nicht überschritt und welche die nicht vollständige Orientirungsbewegung des kurzen Blüthenstieles ergänzte (siehe Fig. 34). — Auch zeigte sich an den vierkantigen, in verkehrter oder schräger Lage fixirten Stengeln der Lamium- und Galeobdolon-Arten besonders deutlich eine starke Torsion der jungen wachsthumsfähigen Internodien. Auf die Natur und die Art des Zustandekommens dieser Torsion konnte nicht weiter eingegangen werden. Sie ist jedenfalls durch die verkehrte Lage und die Gravitation bedingt, ihr Eintreten aber durch die bis jetzt bekannten Einwirkungen der Schwere auf Pflanzentheile nicht ungezwungen zu erklären. Die Torsionen an den schräg dahin wachsenden Internodien der Schlingpflanzen gehören sicherlich zum Theil auch in diese Kategorie. Vielleicht gehört auch das Tordiren von Stamminternodien (z. B. von Philadelphus), welche aufrecht wachsend, dekussirte Blattstellung

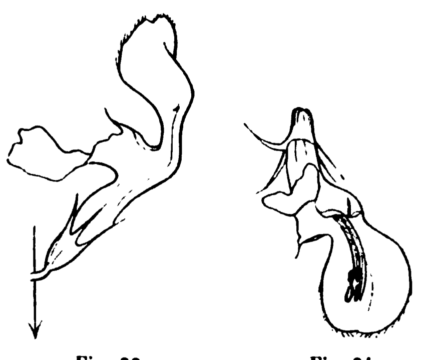


Fig. 33. Fig. 34.

Fig. 33. Blüthe von Lamium, nach Mediankrümmung.
Fig. 34. Drehung der Corolle daran.

1) Dr. Hermann Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.

besitzen und diese, wagrecht wachsend, in eine zweireihige umwandeln, zu dieser noch räthselhaften Art der Gravitationswirkung.[1])

Bei Scutellaria altissima L., einer großen kaukasischen Labiatenform, auf deren Blüthenstellung wir weiter unten noch einmal zurückzukommen haben, war ebenfalls eine deutliche Einwirkung der Gravitation auf die Form der Corolle zu constatiren.

Es kommt bei den kurzstieligen Blüthen im Allgemeinen nicht selten vor, daß einzelnen Stielen jegliche Bewegungsfähigkeit abgeht, und die Blüthe bleibt dann in jeder ihr künstlich gegebenen Lage stehen. Bei den paarweise an einem Knoten sitzenden Scutellaria-Blüthen fehlt gewöhnlich die Bewegungsfähigkeit diesen beiden gleichalterigen Blüthen zugleich und an solchen abwärts stehen bleibenden hat man Gelegenheit, die Einwirkung

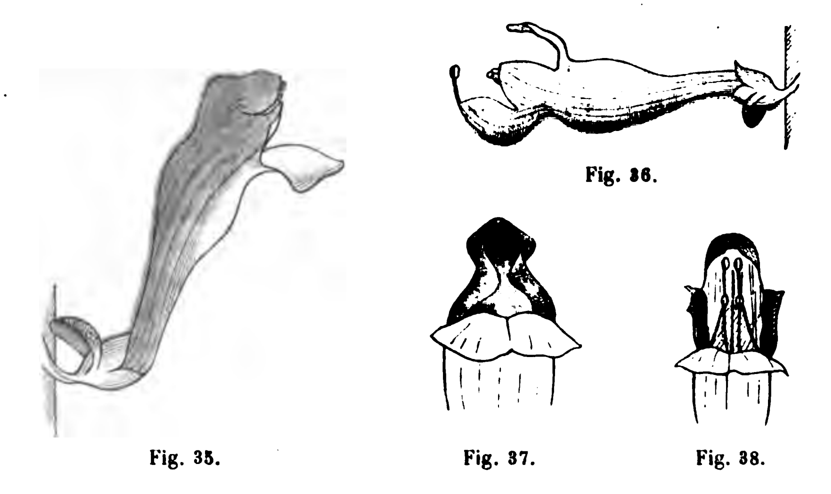


Fig. 36.

Fig. 35. Fig. 37. Fig. 38.

der Schwerkraft bei dauernd abnormer Richtung zu beobachten. Die Corolle eines solchen Blüthenpaares, welches sich in der richtigen Reihenfolge mit den übrigen Paaren öffnete, wurde dadurch eigenartig in der Gestalt verändert.

Bei der normalen Blüthe (Fig. 35) liegt die Oberlippe ziemlich fest auf den beiden seitlichen Corollenläppchen, Antheren und Griffel in sich einschließend, auf, während die Unterlippe durch die Convexität ihrer Innenseite sich abwärts schlägt (Fig. 37). Außerdem ist am Grunde der Blumenröhre noch ein scharfes Knie zu bemerken, welches die Aufrichtung des längeren, oberen Röhrentheiles bewirkt. An den dauernd invers gebliebenen Blüthen waren diese Verhältnisse derart verändert, daß die Oberlippe sich nach unten gebogen hatte. Die seitlichen Corollenzipfel, welche, in der

1) Die Unzulänglichkeit der de Vries'schen Erklärung für die Torsion solcher horizontaler Internodien wird weiter unten, wo wir auf die Analogie der Bewegung von Blättern mit denen der Blüthen eingehen, sich herausstellen. Vergl. auch was im 2. Theile der Arbeit über Spiranthes gesagt wird.

normalen Blüthe zusammengeschlagen, den Eingang in die Blüthe verengen, waren dabei weit auseinander gefaltet und die Staubfäden sahen, ebenfalls auseinander weichend und jeglichen Schutzes beraubt, weit aus der Blumenröhre vor. Das Knie an der Basis der Röhre war beinahe ausgeglichen (Fig. 35—38).

Um zu entscheiden, ob diese Veränderungen wirklich auf die relative Richtungsänderung der Schwere oder aber auf innere abnorme Bildungsbedingungen zurückgeführt werden mußten, — Bedingungen, welche vielleicht auch an der Unbeweglichkeit der Stiele Antheil hatten — wurde eine ganze Anzahl von Knospenpaaren so durch Umwickeln der Stiele und Wasserglasverband an die Spindel fixirt, daß an eine Bewegung der letzteren nicht zu denken war. Auch bei diesen Blüthen, denen eine krankhafte Beanlagung nicht zukam, traten in Folge der dauernden Abwärtshaltung alle die oben angeführten Gestaltveränderungen, wenn auch nicht in gleich hohem Maße ein. Das Abwärtsbiegen der Ober- und Unterlippe ist daher auf Geotropismus zurückzuführen.

(Da kein derartiger Versuch bei Lichtabschluß angestellt wurde, liegt die Möglichkeit vor, daß die Umänderung auch durch negativen Heliotropismus veranlaßt sein kann; bei einseitiger Beleuchtung von Blüthen zeigt sich aber nichts, was auf solchen hindeutet.)

Alle anderen abweichenden Erscheinungen, das Auseinanderweichen der seitlichen Kronzipfel, das Hervortreten und Spreizen der Stamina, zum Theil auch selbst das Abwärtsbiegen der Unterlippe, werden sekundär durch die Abwärtsbiegung der Oberlippe hervorgerufen. Durch mechanisches, gewaltsames Herabbeugen derselben an normalen Blüthen kann man jederzeit die entsprechenden Veränderungen auch hervorbringen und man sieht dabei, daß der geotropische Druck der helmartigen Oberlippe in der normalen Stellung nicht nur die größeren Stamina in bestimmter Lage gewaltsam festhält, sondern auch Spannungen in der zarten Corolle hervorruft, welche die Form derselben mit bedingen.

Bei Lamium purpureum L. wurde ein ähnlicher geotropischer Druck der Oberlippe gefunden, welche letztere sich an dauernd invers gehaltenen Blüthen ebenfalls etwas abwärts biegt und sich von den Staubfäden entfernt.

Bei den gewaltsam abwärts gehaltenen Blüthen von Scutellaria altissima wurde der Winkel am Knie[1]) der Corolle, der normal nahezu 120° beträgt, sehr abgestumpft (Fig. 36) oder gar ausgeglichen, ein Beweis, daß der untere jüngste, durch interkalares Wachsthum erst gebildete Röhrentheil stark negativ geotropisch ist, was sich auch durch die Aufwärtskrümmung bestätigte, welche seitlich horizontal gelegte Blumenröhren erfahren.

---

1) Unsere einheimische Scutellaria minor L. hat überhaupt keine solche knieartige Beugung in der Kronröhre, dieselbe ist gerade. Wo das Knie bei Scutellaria vorkommt, ist es keine inhärente Wachsthumsursache, die zu seiner Bildung führt, sondern, wie gesagt, nur negativer Geotropismus des stark wachsenden basalen Theiles.



Es deuten diese gelegentlichen Beobachtungen darauf hin, daß die Gestaltungsverhältnisse der Blüthen nicht nur von inneren Ursachen geregelt werden, sondern daß auch äußere Einflüsse wesentlich auf dieselbe einwirken können.

Das Gemeinschaftliche im Charakter der Bewegung kurzstieliger Blüthenformen wurde schon theilweise mit der Bemerkung angedeutet, daß dieselbe oft, sogar meist nicht zur vollen Normalstellung zurückführt, also unvollkommener, als bei langstieligen ist.

Dabei tritt uns oft die Medianbewegung allein entgegen, ohne daß von der Lateralbewegung irgend eine Spur zu sehen ist (ältere Blüthen der Salvia splendens Ker., Cuphea ericoides Chams.), oder dieselbe folgt der Medianbewegung so unmittelbar, daß beide nachher gleichzeitig auf den Stiel einwirken. Die Folge ist natürlich die gleiche, wie bei aufeinander folgender Wirksamkeit, nämlich die normale Erd- und Spindelstellung, nur ist die Art und Weise, wie dies erreicht wird, eine andere.

Wenn bei Aconitum der Endzustand, nämlich eine Torsion des Blüthenstieles um 180°, sich deutlich als durch verschiedene Componenten (der Medianbewegung und der Lateralbewegung, wobei der Geotropismus die normale Erdlage erhält) erreicht erkennen ließ, weil beide Componenten nacheinander wirksam waren, so verschmelzen sie bei vielen Labiaten und Papilionaceen zu einer resultirenden Bewegung, welche die Blüthe in einem kleinen Bogen um ihre eigene Axe sich drehen läßt, bis derselbe Effekt erreicht wird. Die Torsion ist keineswegs eine solche, an Ort und Stelle durch Drehung des Blüthenstieles um seine Axe hervorgegangene, sie kommt auch bei den kurzstieligen Formen nicht etwa durch eine gleichmäßige Verlängerung aller Seitenkanten gegenüber einem axilen Gewebestrang zu stande [1]), sondern der ganze Bewegungsvorgang deutet darauf hin, daß hier die uns bekannten Componenten, zugleich wirkend, denselben Effekt in etwas modifizirter Weise erreichen. Bei einer Drillung könnte die Blüthe an Ort und Stelle gedacht werden, in der That beschreibt dieselbe aber einen Bogen im Raume, sie nimmt denselben Weg um ihre gedachte frühere Axe, wie etwa eine Schlingpflanze um ihre Stütze, und Kurven, die man von einem bestimmten Punkt der wandernden Blüthe auf eine Glasplatte projizirt, zeigen dies auf das Deutlichste.

Auch kann man die Torsion verhindern, wenn man durch einen um das Ende des Blüthenstieles gelegten Ring dessen Krümmungen verhindert, ohne dadurch der Drehung an Ort und Stelle ein Hinderniß in den Weg zu legen.

Entfernt man dann nach einiger Zeit den Ring, dann schwingt die Blüthe in Folge der entwickelten Spannkräfte im Bogen herum, in der Bahn,

1) Auf diese Verhältnisse werden wir am geeigneten Platze zurückkommen.

welche sie bei der Ermöglichung freier Bewegung eingeschlagen hätte. Soviel an dieser Stelle darüber. —

Bei Betrachtung der Stellung und der Bewegungen zygomorpher Blüthen überhaupt muß auch der Einseitswendigkeit vieler derartiger Blüthen gedacht werden.

Diese kommt bei einer großen Zahl von Pflanzenspezies durch ausgesprochenen Heliotropismus der Blüthenstiele zu stande.[1]) Die einseitige Richtung der Blüthen nach der Quelle intensivsten Lichtes kann aber auf einer ganz anderen Eigenschaft der Blüthenstiele beruhen, die mit dem Heliotropismus gar nichts zu thun hat.

Wie hier die Häufung nach der Lichtseite zu stande kommt, das kann man am besten an der Digitalis purpurea erfahren. Bei dieser, an den Lichtungen unserer Gebirgswälder häufig zu treffenden Pflanze sieht man die Blüthentrauben alle dem Fleckchen freien Himmels zugekehrt, welches ihr Standort ihnen bietet, und es scheint nichts natürlicher als die Annahme, daß hier eine heliotropische Häufung vorliege. Ganz anders, wenn man eine vollständig unter freiem Himmel kultivirte, allseitig beleuchtete Pflanze dagegen betrachtet. Auch hier sind die Blüthentrauben einzeln scharf einseitswendig, ohne von einseitigem Lichte getroffen zu werden, und nach verschiedenen Himmelsrichtungen hingekehrt. Die Sache hängt da einfach so zusammen, daß die Blüthenstiele zu einer gewissen Zeit ausgesprochen positiv geotropisch sind und bei dem Überhängen der Spindel nach einer Seite sich nach derselben Seite nach unten wenden. Das Überhängen der Spindel kommt nun einerseits zu stande durch das Gewicht der schweren Knospen, es wird wenigstens bei jungen, mit Knospen voll besetzten Spindeln dadurch verstärkt, doch ist dieser Faktor dabei unwesentlich, wie man aus dem Überhängen schwach besetzter Spindeln schon sehen kann. Dasselbe ist vielmehr aktiver Natur; es ist eine einseitige spontane Nutation, denn läßt man den oberen Theil einer Inflorescenz am Klinostaten langsam rotiren, so verstärkt sich die Krümmung erheblich Daß es dazu bei der normal wachsenden Pflanze nicht kommt, das liegt an der antagonistischen Wirkung des negativen Geotropismus. Bei Exemplaren, welche von Jugend auf einseitig beleuchtet sind, bewirkt der Heliotropismus des jugendlichen Schaftes die Neigung, nach der Lichtseite sich zu wenden, und in diesem Sinne tritt dann merkwürdiger Weise auch die spontane Nutation auf, so daß an Waldrändern die Blüthenschäfte mit wenigen Ausnahmen nach der Lichtung hin nicken. Hängt jedoch die Spindel an solchen Orten, wie es ausnahmsweise zuweilen vorkommt, nach der Schattenseite über, so folgen die Einzelblüthen in ihrer Wendung der Spindelspitze nach dem Dunkeln hin, ohne sich dem Lichte entgegen zu richten.

---

1) Näheres darüber in Wiesner l. c. Drittes Kapitel. Blüthen- und blüthenförmige Inflorescenzen, p. 62—74.



Zahlreiche Versuche belehrten mich, daß positiver Heliotropismus den Blüthenstielen dabei keineswegs ganz abgeht, sondern daß derselbe nur von dem positiven Geotropismus überwunden wird.

Werden Blüthentrauben des Fingerhutes vor einem Südfenster etwa so angebracht, daß die Blüthen in einer den Fensterscheiben parallelen Ebene herabhängen, daß sie also seitlich vom Lichte getroffen werden, so

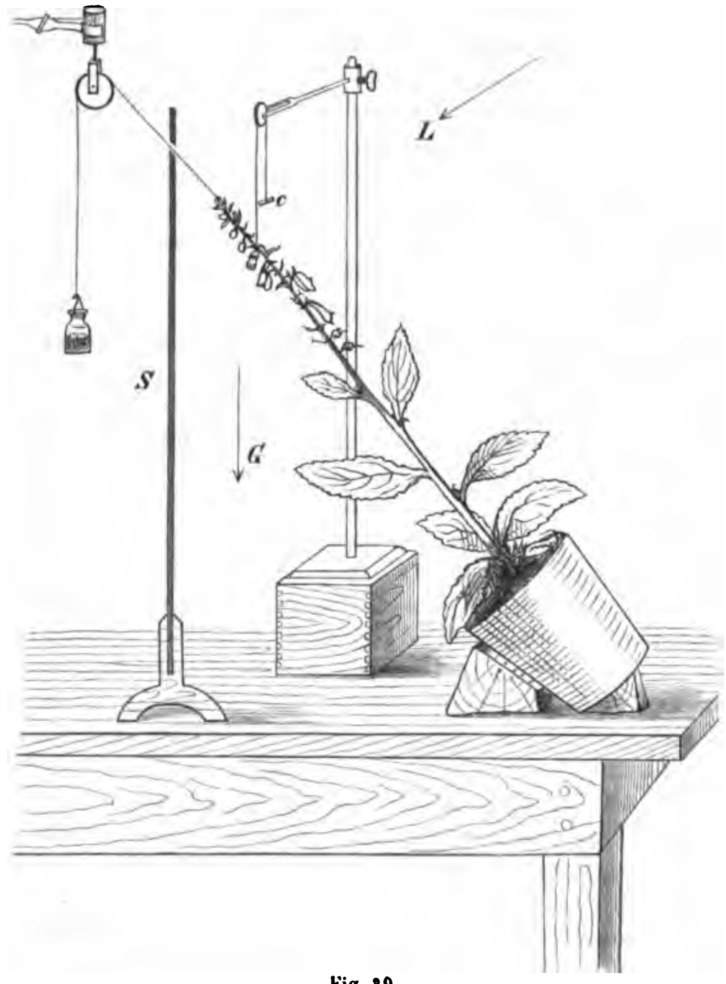


Fig. 39.

sieht man deutlich heliotropische Krümmungen der Stiele nach der Lichtseite hin eintreten. Der überwiegende Einfluß der Gravitation aber läßt sich am besten durch folgendes Experiment beweisen:

Eine kräftige Blüthenspindel (Fig. 39) stellt man an einem Südfenster vor einer schwarzen Fläche (S) so auf, daß die Blüthen nach dem Lichte gewandt

sind. Dann neigt man die Spindel nach rückwärts dem Dunkeln zu und fixirt dieselbe in schräger Lage (etwa unter 45°), wobei man Sorge trägt, daß die Spindel durch ein Gewicht in dieser Lage gestreckt gehalten wird. Die Knospen einer gewissen Altersstufe sieht man dann sich der Erde, nicht aber dem einfallenden Lichte zuwenden (Fig. 39). Dabei ist es nicht das Gewicht der Knospen, welches die Stiele passiv herabzieht, sondern aktiver Geotropismus, welcher im stande ist, ein kleines Gegengewicht der Blüthe zu heben. Später erheben sich die Blüthenstiele an der Spindel, bleiben aber dabei einseitswendig.

Die Einseitswendigkeit mancher anderer Blüthenstände — Penstemon, Chelone etc. — und ihre scheinbar durch Heliotropismus bedingte Häufung der Blüthen werden wohl, wie bei Digitalis, auch auf positiven Geotropismus der Blüthenstiele auf einer gewissen Altersstufe zurückzuführen sein.

Versuche in dieser Richtung mit weiteren Pflanzen wurden nicht angestellt.

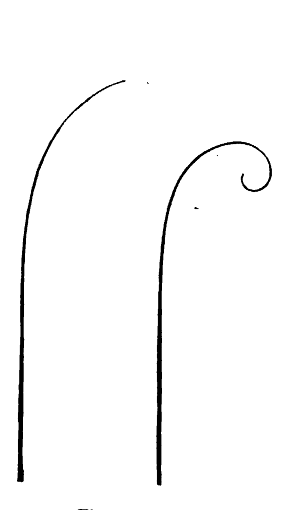
Das Verhalten der Digitalis-Blüthen führt unmittelbar zum Verständniß der Einseitswendigkeit von Blüthen einer anderen Kategorie von Pflanzen. Bei diesen findet für gewöhnlich keine mittelbare Orientirung nach dem Lichte statt, sondern alle Blüthen an der ganzen Staude sind selbst bei einseitiger Beleuchtung nach allen Himmelsrichtungen, aber alle von der Staude nach außen gewendet. Als Beispiel für diesen Habitus lassen sich gewisse Scutellaria-Arten anführen, besonders die schon erwähnte Sc. altissima.

Die Gattung Scutellaria hat dekussirte Blattpaare; die in endständiger Inflorescenz stehenden Blüthen sind ebenfalls dekussirt in den Achseln der Tragblättchen angelegt, welch letztere entweder die Gestalt häutiger Schuppen angenommen haben oder aber, Form und Beschaffenheit der Laubblätter im wesentlichen beibehaltend, bedeutend kleiner als diese entwickelt werden. Bei manchen Arten, z. B. bei Sc. hastaefolia L., bleibt bei ganz aufrechter Spindel diese Stellung unverfälscht erhalten, bei anderen werden die Blüthen einseitswendig und gerathen durch Torsion der Internodien scheinbar in zwei Orthostichen. Mit letzterem Habitus, der unter anderen von unserer einheimischen Scutellaria galericulata L., besonders schön aber, wie gesagt, von der großen kaukasischen Sc. altissima repräsentirt wird, haben wir uns allein zu beschäftigen. Die Erscheinung, auf die es dabei wesentlich ankommt, ist die, daß selbst an stark einseitig beleuchteten Büschen dieser Scutellaria die Blüthen in allen Richtungen nach außen gewandt sind.[1]) Einige Stauden der letztgenannten Art wurden in Töpfen

1) Bei Wiesner — l. c. pag. 68 — findet sich eine Angabe über »Außenstellung der Blüthen« bezüglich Odontites officinalis — (Euphrasia officinalis L. (?), Autorname fehlt. Persoon gebraucht den Gattungsnamen Odontites nur für diejenigen Formen der Linné'schen Euphrasia, deren Oberlippenränder nicht zurückgeschlagen und deren Un-

gezogen, welche dicht an einer mit Epheu bewachsenen Mauer (Nordseite) eines hohen Hauses standen; nach der Entwicklung der Blüthenstände waren die Blüthen der hinteren, der Wand benachbarten Inflorescenzen alle scharf der Mauer zugekehrt in demselben Maße, als die Spindelaxe selbst nach dieser hinüber geneigt war. Die Richtung des Überhängens der Inflorescenzaxe, denn ein solches tritt gerade nur bei den Scutellarien, die einseitswendige Blüthenstände haben, auf, bestimmt auch hier die Richtung der Einseitswendigkeit ganz und gar. Der obere Theil der Blüthenspindel weist nämlich bei dieser Pflanze, wie die von Digitalis, eine ausgesprochene spontane Nutation auf, wodurch die Spitze in eine schräge, oft annähernd horizontale Lage geräth.

Durch entsprechende Torsionen der Internodien um 90 Grad werden dann genau, wie bei horizontal wachsenden Philadelphuszweigen die Bätter, so hier die Blüthen zweizeilig



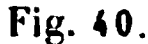


Fig. 40.

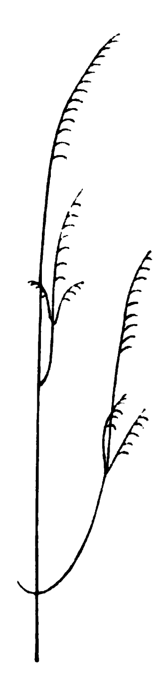


Fig. 41.

gestellt und zwar so, daß dieselben seitlich an die Spindel zu liegen kommen.

Positiver Geotropismus — kein passives Herabhängen, wie es WIESNER für Odontites angiebt — veranlaßt dann die Blüthenstiele, sich der Erde

terlippenzipfel stumpf sind, wozu Euphrasia officinalis L. nicht gehört) — bei welcher Pflanze ähnliche Verhältnisse, wie bei unserer Scutellaria vorliegen.

Der Sachverhalt ist bei Scutellaria jedoch ein etwas anderer, als dies aus den in dieser Beziehung weniger eingehenden Angaben WIESNER's für Odontites hervorgeht, so daß ich es für angezeigt halte, an dieser Stelle meine eigenen Versuche mitzutheilen.

zuzudrehen, während die Tragblättchen durch eine Stieltorsion ihre Oberfläche nach oben, dem Lichte zukehren. Dieser Prozeß geht erst in einem gewissen Alter, wenn die Internodien eine gewisse Länge, Tragblättchen und Knospen eine gewisse Größe erreicht haben, vor sich. An der Spitze ist die Anordnung der Theile die ursprünglich dekussirte. Die aus Blattachseln des Hauptsprosses entspringenden Inflorescenzaxen sind plagiotrop und im Sinne ihres Plagiotropismus tritt in denselben die Nutation ein, so daß alle Seitensprosse nach außen, von der Hauptaxe weg geneigt sind, womit dann auch den Blüthen derselben diese Richtung gegeben wird. Die Blüthenstände zweiter Ordnung, welche aus Blattachseln der Seitensprosse erst hervorgehen, verhalten sich dann zu jenen wie jene zum Muttersproß, und auch hier bestimmt der Plagiotropismus der Seitenverzweigungen die Art der Nutation und damit die Richtung der Blüthen, die sich so stellen, daß sie, der Nutation der Muttersprosse folgend, nach außen stehen. Mit zunehmendem Alter strecken sich die früher überhängenden jungen Spitzentheile gerade aufrecht, so weit es sich mit ihrem Plagiotropismus vereinigen läßt. Die durch das frühere Überhängen auch äußerlich auffällig gewordene Dorsiventralität ist aber eine dauernde geworden. Es ist vielleicht von Interesse, zu erfahren, daß gewisse Strecken solcher Blüthensprosse, an denen die angelegten Knospen verkümmern, gerade gestreckt bleiben und daß da die dekussirte Stellung der Organe völlig beibehalten wird; das Überhängen und Tordiren der Spindel beginnt erst da, wo völlig entwickelungsfähige Knospen stehen: Eine Andeutung, daß bei derartigen Axen-Torsionen die getragenen Organe, denen zu liebe die ersteren überhaupt stattfinden, eine wichtige Rolle spielen.

Unterwirft man blüthenbesetzte Spindeln der Scutellaria der Klinostatenbewegung, so sieht man schon nach ganz kurzer Zeit, daß sich die leise Krümmung an den Sproßenden erheblich bis zur wickelartigen Einrollung verstärkt. Es ist also Epinastie, welche die Krümmung der Spitzen überhaupt bedingt, welcher aber der negative Geotropismus in normaler Lage entgegenwirkt. Es ist dabei merkwürdig, daß die epinastische Förderung des Wachsthums nicht eine bestimmte Seite des vierkantigen Stengels betrifft, sondern wechselt, je nachdem durch die Torsion eine andere Seite Außenseite wird. Die starke Einrollung nimmt übrigens am Klinostat im Laufe der Zeit wieder ab, ohne jedoch ganz auf das frühere Niveau der Krümmung an normal wachsender Spindel zurückzusinken. Die Laubblätter erfahren dabei ebenfalls eine starke epinastische Krümmung und etwaige heliotropische Krümmungen nach einer Seite hin werden ausausgeglichen.

Charakteristisch ist nun das Verhalten der Blüthen an langsam horizontal gedrehten Spindeln; es entspricht insofern ganz der oben gegebenen Erklärungsweise, als diese aufrecht in den Achseln ihrer Tragblättchen stehen bleiben und, da die Torsion an ganz jung der Klinostatenbewegung unter-

worfenen Spindeln unterbleibt, nun in dekussirter Stellung aufblühend, den Habitus der nicht einseitswendigen Scutellarien wiedergeben. Dieselbe Erscheinung wurde erreicht, wenn junge mit Knospen besetzte Spindeltheile gezwungen wurden, in lothrechter Richtung aufwärts zu wachsen. Durch einen vorsichtig befestigten Faden, der über eine Rolle laufend ein entsprechendes Zuggewicht trägt, kann man dieses und damit zugleich erreichen, daß wenigstens ein kleiner Theil der Knospen sich an untordirter Spindel in dekussirter Stellung entwickelt, ohne dabei irgend einseitswendig zu werden. Die meisten jüngeren Knospen gingen bei einer solchen Behandlung der Mutteraxe bei meinen Versuchen zu Grunde. Die entwickelten legten sich in dem Altersstadium, in welchem die Stiele positiv geotropisch sind, den Tragblättern dicht auf.

Die Drehung der Blüthen an abwärts fixirten Spindeln erfolgte je nach dem Alter, in dem dieselben verkehrt gestellt wurden, mehr oder minder vollständig. Nach einer rasch ausgeführten Vertikalkrümmung folgte die Lateralkrümmung, die meist so auftrat, daß sich die durch die Einseitswendigkeit einander zugeneigten Kanten verlängerten und damit die Blüthen von einander weg nach außen gebogen wurden. Es wurde aber auch hie und da das Entgegengesetzte beobachtet.

Ehe wir uns nun von den kurzgestielten zygomorphen Blüthen zu ungestielten wenden, soll nur noch erwähnt werden, daß bei Canna indica L. und Canna coccinea Ait., sehr kurzstieligen Formen mit unterständigem Fruchtknoten, sowohl Mediankrümmung als Lateralkrümmung vom Stiel, von dem Fruchtknoten und dem untern Theil der Corolle ausgeführt werden. Völlige Rückkehr in die Normalstellung aus ganz inverser Lage wurde dabei niemals beobachtet; es fehlte daran im günstigsten Falle immer noch eine Drehung um 45 Bogengrade.

Bei der Betrachtung ungestielter Blüthen bezüglich ihrer Befähigung, an schräg oder abwärts gerichteter Mutteraxe die Normallage anzunehmen, kam es mir darauf an, ein Objekt zu finden, bei welchem kein anderer bewegungsfähiger Theil für eine Orientirung der Corolle sorgen konnte, als diese selbst, wo also auch kein solcher unterständiger Fruchtknoten vorhanden war, der die Rolle eines Stieles übernommen hätte. Daß dies von Fruchtknoten geschieht, haben wir an dem eben berührten Beispiel von Canna schon flüchtig gesehen, werden es in hohem Maße aber noch bei vielen Orchideen bestätigt finden.

Die für die nächstliegenden Zwecke günstigsten Untersuchungsobjekte fand ich in den beiden Geißblattarten, der Lonicera Caprifolium L. und L. Periclymenum L. Die langen, mit ausgesprochenem Zygomorphismus begabten Kronröhren sitzen bei diesen Pflanzen auf dem kurzen ungestielten Fruchtknoten, dessen Reaktion gegen die Richtkräfte eine so geringe ist, daß sie überhaupt nicht in Betracht kommt.

Draußen im Freien schon findet man Anhaltspunkte über die Art und

Weise, wie hier für die Normalstellung Sorge getragen wird, denn es ist etwas ganz gewöhnliches, daß bei diesen schlingenden Pflanzen einzelne blüthentragende Zweige schräg aufwärts oder horizontal gerichtet sind, oder aber, ohne eine Stütze gefunden zu haben, schräg abwärts hängen. Für die normale Orientirung der Staubbeutel und des Narbenkopfes — denn auf diese kommt es bei diesen Nachtfalterblüthen hauptsächlich an — sorgt dann die lange Kronröhre selbst.

Sie ist dazu besonders befähigt durch ein ausgiebiges intercalares Wachsthum einer großen basalen Strecke.

Wenn man die jungen dichasischen Scheinquirle dieser Loniceren senkrecht abwärts fixirt, so tritt in den Kronröhren ganz wie in Blüthenstielen zunächst eine mediane Vertikalbewegung auf, die es fertig bringt, daß die oberen Corollentheile wieder in die normale Erdlage gelangen, wodurch dieselben freilich rundum dem Mutterspröß zugebogen werden.

Bei der Lonicera Caprifolium muß man, um diese Erscheinung ungestört beobachten zu können, das nächste verwachsene Blattpaar zum Theil entfernen, manchmal schlägt sich dasselbe zwar bei inverser Lage auch selbst nach oben um, aber das genügt nicht, um den Blüthen völlig freien Spielraum zu lassen.

Einige Zeit nach der Medianbewegung tritt dann in ziemlich allseitig beleuchteten Blüthen die Lateralbewegung irgend einer Seitenkante ein, welche die Blüthe von der Spindel ab wieder nach außen bewegt. Durch die Combination des Geotropismus mit der Lateralbewegung tritt dann in der Corolle, wie in Blüthenstielen, eine Torsion um 180° ein, ein Fall, der aber nur bei Lonicera-Blüthen beobachtet wurde, die schon als ziemlich jugendliche Knospen einer abnormen Lage ausgesetzt wurden.

In normaler Lage einseitig stark beleuchtete Scheinquirle beweisen, daß auch ein gewisses Maß von Heliotropismus der Corolle zukommt; durch diesen wird die beschattete Seite im Wachsthum befördert und es ist sehr häufig, besonders an inversen Blüthen der Lonicera Caprifolium zu sehen, daß sich die Lateralbewegung dann dieser Seite auch bemächtigt, und so die Biegung nach dem Lichte hin ausgeführt wird. Blüthenröhren, deren Seitenkanten nicht von verschieden intensivem Lichte getroffen werden, und die trotzdem die Lateralbewegung ausführen, beweisen, daß die Seitendrehung vom Lichte nicht wesentlich abhängt. Letzteres spielt auch hierbei eine untergeordnete Rolle, und wenn es dazu beiträgt, den Sinn der Drehung bei stark einseitig beleuchteten und deshalb heliotropisch besonders empfindlichen Blüthen zu bestimmen, so hängt das mit einem Umstande zusammen, den wir weiter unten noch näher werden kennen lernen, nämlich damit, daß die Bewegung in die Normalstellung regelmäßig auf dem kürzesten Wege erfolgt.[1]) Ist deshalb durch he-

[1]) Es ist dieser wichtige Grundzug der betrachteten Orientirungsbewegungen aus der Annahme eines Strebens nach der exotropischen Endstellung und der Combination

liotropische Krümmung einer median gekrümmten Blüthenröhre schon ein Theil des Weges zur normalen Spindelstellung zurückgelegt, wenn die Lateralbewegung auftritt, so ist die Blüthe dadurch in eine wesentlich geänderte Lage gebracht. Giebt man diese Lage einer allseitig beleuchteten Corolle künstlich, so tritt auch ohne vorherige heliotropische Wirkung die Lateralbewegung aktiv in der entsprechenden Seitenkante auf. Der Zusammenhang von Heliotropismus und Exotropie ist also hier auch nur scheinbar ein kausaler, was eine besondere Berücksichtigung bei der Beurtheilung des Thatbestandes verdient. So lange man sich das nicht klar gemacht hat, lassen sich die Thatsachen, daß die Lateralbewegung einerseits gänzlich unabhängig von der Lichtrichtung auftritt, wie bei Aconitum, andrerseits von dieser bestimmt zu werden scheint, wie bei stark heliotropischen Blüthengebilden, gar nicht miteinander vereinigen. — Versuche im Dunkelzimmer oder Dunkelrecipienten, in den man einzelne Zweige einführt, sind mit Lonicera noch weniger zulässig, als mit anderen Objekten; denn an Zweigen, die unter denselben Umständen im Dunkeln gehalten werden, wie andere im Lichte, fallen die Blüthenröhren nach sehr kurzer Zeit ab[1]), ein Zeichen, daß hier die Dunkelheit tief greifende allgemeine Störungen hervorruft, was in diesem Falle um so auffallender ist, als die Blumen des Geißblattes eigentliche Nachtblumen sind, die freilich in der relativ hellen Dämmerung unserer Sommernächte und nach tagelanger Beleuchtung den Höhepunkt des Duft- und Honigreizes entfalten, um die langrüsseligen Sphingiden zu ihrem Besuche einzuladen.

Von allen Einzelheiten abgesehen, haben wir an den Blüthenständen des Geißblattes die Erfahrung gemacht, daß die Corolle, welche im allgemeinen bei den Orientirungsbewegungen unthätig ist, dieselben in vollem Umfange übernehmen kann, und dieselben ganz in der Weise ausführt, wie es von den Blüthenstielen geschieht.

Mit dem Geißblatt haben wir eigentlich schon die Reihe der Pflanzen, deren median zygomorphe Blüthen in normaler Orientirung an negativ geotropischen Muttersprossen angelegt werden, und denen dadurch an sich schon die normale Stellung gesichert ist, verlassen.

Wir wenden uns im Folgenden dann jenen Formen speziell zu, deren blüthentragende Sprosse sich nicht so streng nach der Schwerkraft richten, sondern bei ungezwungenem Wuchse anscheinend beliebige Lagen im Raume einnehmen können. Betrachten wir, um gleich zu einer concreten Vorstellung zu gelangen, einmal einen Büschel der Linaria cymbalaria Willd., der aus einer Mauerspalte hervorgewachsen ist, so finden wir, daß die

der Torsion aus den angegebenen Factoren plausibel, er läßt sich aber ganz und gar nicht verstehen, wenn man die Torsion von der gleichzeitigen Überverlängerung der peripherischen gegen die axilen Gewebe herleitet; der Sinn der Drehung bliebe da immer dem Zufall unterworfen.

1) Die Blätter bleiben auch im Dunkeln sehr lange Zeit frisch und grün.

Stengel dieses Pflänzchens in den verschiedensten Richtungen an der Mauer hinkriechen, hier aufsteigend, dort horizontal, zum Theil absteigend oder auch durch das Eigengewicht senkrecht herabhängend. In den Achseln der Laubblätter aller dieser Triebe sitzen entweder junge Seitenzweige, meist aber Blüthenknospen, die an allen Zweigen so angelegt sind, daß die Oberlippe dem fortwachsenden Stammende zugekehrt ist. Nur an zufällig senkrecht aufwärts wachsenden Trieben ist daher den Blüthen die Normalstellung von vornherein gegeben, sozusagen angeboren, während die große Mehrzahl derselben je nach der Lage der Mutteraxe abnorme Stellungen inne haben.

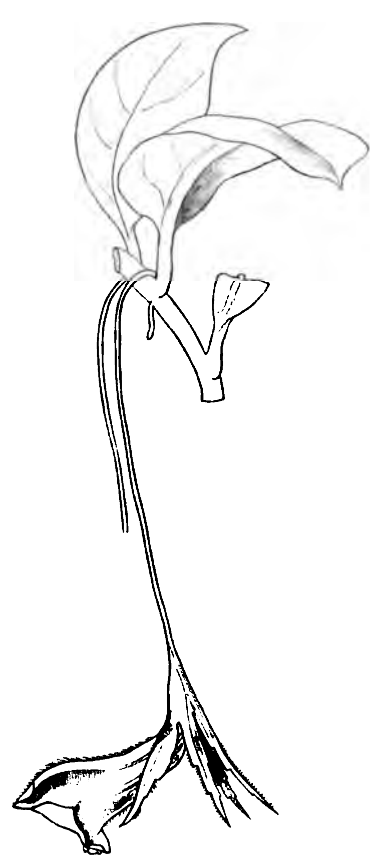


Fig. 42.
Figurenerklärung siehe im Text.

Während bei den mit negativ geotropischen Blüthenspindeln ausgestatteten Pflanzen es in der freien Natur sehr selten vorkommen wird, daß die Blüthe durch eigene Bewegungen sich die Normalstellung erwerben muß, tritt diese Nothwendigkeit bei diesem Habitus sehr häufig, ja vorwiegend ein.

Es werden hauptsächlich Schling- und Kletterpflanzen sein, mit denen wir es hier zu thun haben, jedoch mit der Beschränkung, daß nicht besondere Inflorescenzaxen gebildet werden, welche, mit einem bestimmten Geotropismus begabt, an allen, wie immer gerichteten Verzweigungen die gleiche Erdrichtung einnehmen, wie es z. B. bei Phaseolus, Pisum, Vicia u. a. zu geschehen pflegt.

Die Auswahl, welche danach bleibt, ist keine große, so daß nur 3 Versuchspflanzen dieser Art benutzt werden konnten, nämlich Aristolochia Sipho Hérit., Linaria cymbalaria Willd. und Tropaeolum majus L.

Bei den letztgenannten drei mit zygomorphen Blüthen versehenen Pflanzen entspringen die langgestielten Blüthen unmittelbar aus den Achseln der Blätter der gemeinen vegetativen Sprosse. Am einfachsten ist die normale Orientirung bei Aristolochia erreicht, indem die Blüthenstiele hier an ihrem basalen Theile geotropisch sich abwärts biegen, wozu das Gewicht der Blüthe etwas mit beiträgt. Die Blüthe ist so eingerichtet, daß sie bei dem Herabhängen ihre normale Orientirung einnimmt. Bei einigen weni-

gen Pflanzen nur, das sei hier bemerkt, haben wir den verhältnißmäßig seltenen Fall vor uns, daß die Lage eines dorsiventralen Organes allein durch das statische Moment desselben wesentlich bedingt wird. Gerade bei Blüthen resp. Früchten trifft man diese Abhängigkeit relativ häufiger; sie ist fast Regel bei den sog. Windblüthlern, seltener tritt sie bei gewöhnlichen radiären Blüthen, noch seltener bei echt zygomorphen auf, von denen ich hier nur noch Nematanthus longipes Gardner (Fig. 42) als eklatantes Beispiel aufführen will.

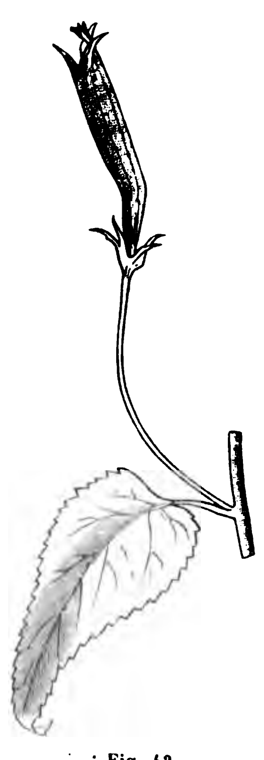


Fig. 43.

Hier hängen die Blüthen an über Decimeter langen Stielen pendelartig herab, die Corolle ist in ihrem unteren Theile durch ein Knie der ventralen Seite etwas gehoben, die normale Stellung durch den Ruhepunkt des Blüthenpendels garantirt. Wie gesagt, ist das ein im Pflanzenreich verhältnißmäßig seltener Fall und es wurde zu wiederholten Malen darauf hingewiesen, wie auch dünne lange Blüthenstiele hinreichende Festigkeit und geotropische Aktivität besitzen, um das Gewicht der Blüthe selbst nebst einem doppelt und dreifach so schweren Übergewicht in jeder Lage zu überwinden.

Ein im Vergleich mit Nematanthus interessantes Beispiel dafür ist der ebenfalls brasilianische Siphocampylus betulaefolius Gardner. (Vergl. Fig. 43.)

Die Blüthen von Linaria und Tropaeolum stehen im Gegensatz zu Aristolochia schräg aufwärts gerichtet, die Stiele sind trotz ihrer Länge und Zartheit der Last der Blüthe vollkommen gewachsen, aber gerade durch ihre Länge vorzüglich zur Ausführung von Bewegungen und zum Herausheben der Blüthen aus dem dichten Laube geeignet.

Die Orientirung der Blüthen erfolgt, wie mich Versuche gelehrt haben, zunächst und zwar sehr rasch durch den Geotropismus der Stiele. Invers gestellte Blüthen der Linaria findet man schon nach wenigen Stunden median gekrümmt in der richtigen Erdstellung (Fig. 45). Eine beträchtliche Epinastie des Blüthenstieles wirkt dabei mit und bewirkt es auch, daß seitlich horizontal gelegte und durch Vertikalbewegung einer Seitenkante aufgerichtete Blüthen sich nach der Ventralseite nach vorn überkrümmen, bis sie den normalen Winkel zum Horizont erreicht haben. Für die normale Erdstellung ist also sehr rasch gesorgt.

Die Epinastie der Stiele trägt auch die Schuld, daß möglichst loth-

recht abwärts gerichtete gerade Blüthenstände sich nach der Ventralseite zu krümmen. Dasselbe geschieht auch noch, wenn man den Blüthenstiel nicht lothrecht abwärts, sondern so stellt, daß die Ventralseite in einem kleinen spitzen Winkel der Erde zugekehrt wird. Auch dann noch kann die Epinastie über den negativen Geotropismus der unten liegenden Kante, der erst nach einiger Zeit zu wirken beginnt, den Sieg davon tragen, vorausgesetzt, daß der von der Vertikalen abweichende Winkel nicht zu groß gewählt wurde. Der letztere ist übrigens keineswegs von bestimmter Größe, sondern wechselt bei den Blütheniudividuen eines und desselben Sprosses erheblich. Derselbe Versuch, wie mit Linaria hier, wurde mit anderen Blüthen mit epinastischem Stiele und mit demselben Erfolge angestellt.

Die normale Erdstellung wird also durch den Geotropismus und die Epinastie des Blüthenstieles sehr rasch erreicht, wie wir gesehen. Was nun die weitere Orientirung angeht, so erfolgt die bei Linaria nicht, wie bei vielen Pflanzen, mit aufrechtem Blüthenschafte bezüglich der Mutteraxe selbst, sondern bezüglich des Substrates, richtiger des Lichtes.

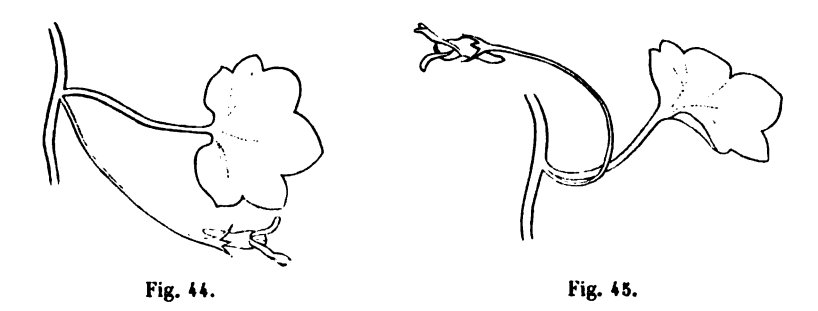


Fig. 44. Fig. 45.

Diejenige Eigenschaft, welche wir bei Aconitum zuerst kennen lernten, und die wir als Exotropie bezeichneten, konnte bei Linaria cymbalaria nur in sehr untergeordnetem Maße festgestellt werden, immer aber erwiesen sich die Blüthenstiele in hohem Maße heliotropisch.[1])

Es leuchtet ein, daß bei der Art des Wachsthums dieser Pflanze der Heliotropismus die für die Exposition der Blüthen nützlichste Eigenschaft ist. Nachdem die normale Erdstellung der Blüthen durch Geotropismus erreicht ist, wobei die sonstige Richtung derselben, ob nach außen oder der Mauer zu, ganz unberücksichtigt bleibt, muß dafür gesorgt werden, daß die Blumenkrone den die Mauerpflanzen absuchenden Insekten sichtbar gemacht wird, und dies geschieht bei dem einseitig vom freien Himmel her einfallenden Lichte am einfachsten durch die Orientirung nach diesem hin. Ein den Heliotropismus überwindendes Wegwenden der Blüthen von der

1) Unter heliotropisch und geotropisch ist dem Sinne der Ausdrücke nach nun positiv h. und positiv g. verstanden. — Nur das Gegentheil habe ich im Laufe dieser Zeilen mit dem Zusatz »negativ« bezeichnet.



Mutteraxe hätte hier gar keinen Sinn; es würde geradezu bewirken, daß ein großer Theil der Blüthen versteckt würde und unbefruchtet bleiben müßte. Außerdem ist der Stiel so lang und biegungsfähig, daß die Blüthe durch den Geotropismus meist nicht der Spindel angepreßt, sondern nach der andern Seite hin übergebogen wird (Fig. 44, 45).

Bezüglich der Spannkräfte und der Tragfähigkeit, deren der dünne Stiel fähig ist, soll hier nur der Umstand angeführt werden, daß Pappstückchen, in irgend welcher Lage an der Blüthe befestigt, die Orientirungsbewegungen wohl etwas verlangsamten, aber niemals hinderten. Auf das Gewicht eines solchen Pappstückchens gingen aber etwa ein Dutzend Corollen der Linaria!

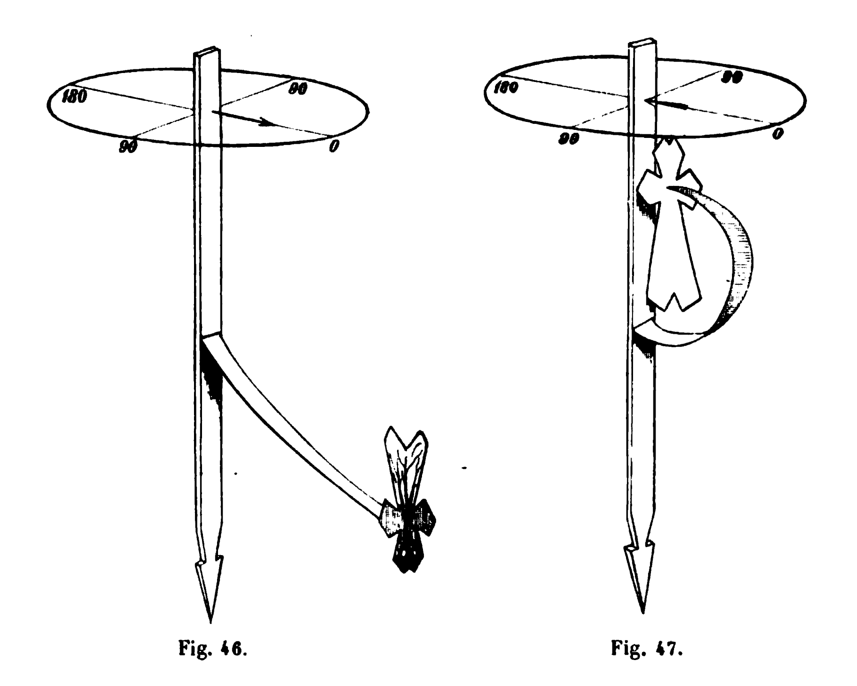


Fig. 46. Fig. 47.

Nachdem die Erdstellung erreicht und durch den fortwährend einflußreichen Geotropismus garantirt ist, wird je nach dem einfallenden Lichte also auch hier wieder eine Seitenkante, nämlich die Schattenseite verlängert, bis die Blüthe dem Lichte entgegen sieht. Die Folge davon ist auch hier wieder eine Torsion, deren Größe abhängt von der heliotropischen Verlängerung einer Seitenkante, resp. von der Richtungsverschiedenheit des einfallenden Lichtes mit der ursprünglichen Blüthenrichtung. Man kann sich das, worauf es hier ankommt, sehr gut an einem Papierstreif schon klar machen, der uns den Blüthenstiel versinnlichen soll. — Wir nehmen zunächst an, wir hätten die Blüthe in inverse Lage gebracht (Fig. 46). Die Nachahmung der Medianbewegung bewirkt dann wieder die Normal-

stellung des Modells bezüglich des Erdradius (Fig. 47). Kommt bei einer wirklichen Linaria-Blüthe das Licht von links (Punkt 180), so **bleibt es bei dieser Medianbewegung**, ohne daß Torsion eintritt. Kommt das Licht statt von links von hinten (Punkt 90), so verlängert sich die vordere beschattete Blüthenstielkante so lange, bis die Blüthe nach hinten (Punkt 90) sieht. Führen wir diesen Vorgang am Modell aus und achten darauf, daß die Erdlage der fingirten Blüthe die normale bleibt, was in Wirklichkeit Geotropismus und Epinastie bewirken, drehen wir daran das Blüthenende also nach hinten um 90°, so tritt in dem Papierstreifen eine Torsion ebenfalls um 90° ein. Verschieben wir die Lichtquelle um weitere 90°, so bekommen wir nach ausgeführter Bewegung des immer in normaler Erdstellung gehaltenen Blüthenobjektes zu der Lichtquelle hin eine weitere Torsion um 90° im Papierstreif (Fig. 48). Die Lichtrichtung ist in letzterem Falle von der im ersten um 180° verschieden und demzufolge die Torsion des in die normale Lichtlage gelangten Blüthenstieles auch 180°. Dieselbe Gesetzmäßigkeit zwischen Torsion und dem Winkel, welche die Lichtlage mit der rein geotropisch erreichten Lage bildet, läßt sich auch an den lebenden Objekten jeder Zeit durch entsprechende Experimente genau feststellen.

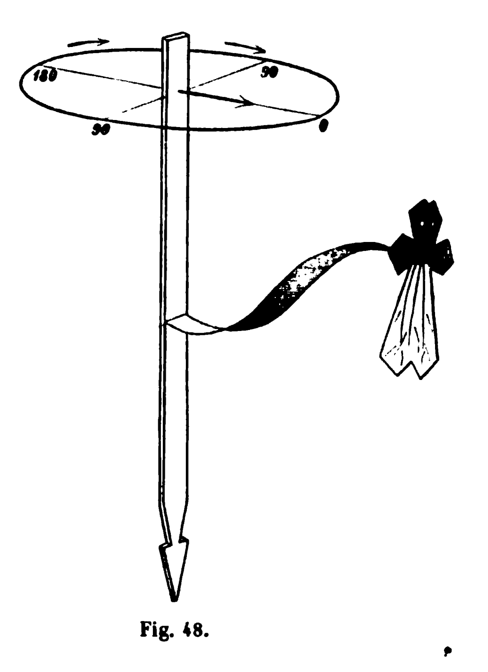


Fig. 48.

An diesem Objekte wird der Charakter der Torsion, das rein mechanische Zustandekommen derselben aus zwei verschiedenen Componenten, der geotropischen und einer Lateralbewegung, besonders klar. Was hier das von außen wirkende Licht thut, das bewirkt bei Aconitum u. a. die exotropische Lateralbewegung. Man hat es aber bei Linaria besonders günstig in der Hand, beide Componenten nach einander — erst bei Lichtabschluß die Gravitation, dann in Verbindung damit das Licht — wirken zu lassen, oder von vornherein gleichzeitig, wodurch dann die Bewegung sich nicht klar nach den Wirkungen zerlegt, sondern eine aus beiden resultirende Richtung einschlägt. Außerdem steht es einem frei, wie weit man gerade die heliotropische Lateralbewegung will vor sich gehen lassen.

Bei Projection eines bestimmten Punktes der Blüthe auf eine Glasplatte erhält man bei gleichzeitiger geotropischer und heliotropischer Ein-

wirkung ähnliche Kurven, welche man an Blüthen beobachten kann, bei denen Median- und exotropische Lateralbewegung geichzeitig wirken.

Die Torsion der Blüthenstiele zygomorpher Blüthen giebt sich also durchgehends klar zu erkennen als eine aus verschiedenen combinirten Bewegungserscheinungen zusammengesetzte; sie kann nicht erklärt werden durch das statische Moment eines einseitigen Übergewichtes.

Auch eine Drehung des Blüthenstieles, hervorgerufen durch ein gleichzeitiges stärkeres Wachsthum aller Seitenkanten gegenüber axilen Gewebepartien, eine Erklärung der Torsion, wie sie mit Vorliebe gegeben wird, ist, wie wir aus den Versuchen gesehen haben, wo invers gehaltene Blüthen in einem Ringe um ihre eigene Axe frei beweglich eingeführt waren, oder wo hohle röhrige Organe, wie die Corollen von Lonicera die Torsion ausführten, nicht anzunehmen.[1]) Wenn Blüthen in ihren charakteristischen Neigungswinkel zum Horizont sich nicht an Ort und Stelle tordirten, so ist dies ein, wenn auch nicht absolut sicheres Zeichen für das Unzutreffende dieser letztgenannten Vorstellung.

Auf die großen Schwierigkeiten, welche die letztgenannte Vorstellungsweise zur Erklärung einer für die Blüthen rationell ausgeführten Torsion bieten würde, kommen wir später noch einmal zurück. Von allem abgesehen, haben wir ja aber die Torsion auf die oben näher bezeichnete Weise gerade unter der Hand entstehen sehen, und wo die Thatsachen in dieser Weise sprechen, wären theoretische Erörterungen bezüglich anderer Erklärungsweisen eigentlich überflüssig, wenn es sich nicht darum handelte, von bereits bestehenden Vorstellungen über diese Dinge ganz loszukommen.

Es wird auch hier am Platze sein, auf die Ansichten über das Zustandekommen heliotropischer und geotropischer Torsionen etwas näher einzugehen, welche AMBRONN in einer kürzlich erschienenen vorläufigen Mittheilung[2]) vertritt.

AMBRONN macht darin auch darauf aufmerksam, wie Torsionen durch die Wirkung zweier Kräfte, deren eine auf derjenigen Krümmungsebene senkrecht steht, welche die andere in dem betreffenden Organe hervorgerufen hat, zu stande kommen können. Er hat dabei aber nur radiär gebaute Organe im Auge, bei welchen nicht durch den fortwirkenden Einfluß der Gravitation eine bestimmte Kante oben erhalten wird, wie es bei dorsiventralen Organen der Fall ist. Es geht das bestimmt daraus hervor, daß der betreffende Autor ganz besonders betont, wie der Kreisbogen des Organs nach der Wirkung der zweiten Kraft als Kreisbogen erhalten bleibt, indem er bei der zweiten Krümmung zur Basalkante eines Kegelmantels wird. Bei einem in senkrechte Ebene gestellten und unten fixirten Kreisbogen, wie man ihn bei den median gekrümmten Blüthenstielen etwa vor sich hat,

1) Im letzteren Falle würde eine Verlängerung der Seitenkanten eine einfache Verlängerung des Gebildes zur Folge haben, nicht aber eine Torsion.

2) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. 1884. Heft 5. pag. 183.



muß aber dadurch die obere Kante ganz nothwendig unten hin gelangen.[1]) Bei dorsiventralen Organen tritt dies jedoch nicht ein und die Sachlage ändert sich dadurch ganz wesentlich, daß durch beständige Gravitationswirkung der Scheitel der Blüthe oben gehalten wird. Aus dem Kreisbogen geht also in unserem Falle eine Schraubenlinie hervor, wie man es direkt an einem Modell konstatiren kann, wenn man nur Sorge trägt, daß die fingirte Blüthe in normaler Erdstellung verbleibt und, der Natur des Vorganges in Wirklichkeit entsprechend, nur die Richtung zur Mutteraxe ändert.

Wir bekommen in dem Modell dann eine wirkliche, keine scheinbare Torsion.

Eine wesentlich andere Erklärungsweise giebt Ambronn für die Torsionen symmetrisch gebauter Organe. Diese stützt sich auf die verschiedene Widerstandsfähigkeit und Vertheilung besonderer Gewebe (Collenchym, Sklerenchym) in denselben, wodurch bei einseitig wirkender Kraft verschiedene starke Spannungen im Organ eintreten, und zur Torsion führen sollen. Daß es sich um einen derartigen Torsionseffekt bei den Blüthenstielen nicht handelt, geht einmal aus der direkten Beobachtung der von Blüthen ausgeführten Bewegungen, dann aber auch daraus hervor, daß eine Vertheilung resistenter Gewebe, wie sie die Ambronn'sche Erklärung voraussetzt, in den meisten Blüthenstielen thatsächlich nicht vorhanden ist.

Ob die mechanisch sehr einleuchtende Theorie, wie sie Ambronn für die Torsionen symmetrischer Organe sich denkt, von seinen Modellen überhaupt auf die beschränkte Reihe natürlicher Objekte — eine Anzahl Blattstiele, vereinzelte Blüthenstiele — übertragbar ist, möchte ich noch bezweifeln. Denn für's Erste bleiben bei dieser Annahme die Orientirungsbewegungen in rationellem Sinne unaufgeklärt. Ganz oberflächliche Versuche zeigten mir aber auch, daß symmetrisch gebaute Blattstiele unter Umständen gerade die entgegengesetzte Bewegung ausführten, als nach der Berechnung im Ambronn'schen Sinne zu erwarten war, wenn es sich dabei um die Erreichung der normalen Lage auf kürzestem Wege handelte. Weiterhin muß man bedenken, daß man es bei der Bewegung der beredeten Organe noch mit verhältnißmäßig jungen, oder doch wachsthumsfähigen Gebilden zu thun hat und daß bei diesen die im Alter mechanisch resistenter werdenden Gewebe am Wachsthum noch theilnehmen. Eine dritte Schwierigkeit würde sich dann damit ergeben, die vollständige Analogie der Bewegungen von symmetrischen, und nicht so konstruirten Organen in Einklang zu bringen; eine Aufgabe, die der Natur der Sache nach nicht ungezwungen zu lösen möglich ist.

Die Natur deutet aber selbst ganz überzeugend darauf hin, daß es bei

---

1) Jeder Versuch mit einem halbirten Papierringe, wie er Fig. 20 abgebildet ist, macht das anschaulich.

dem Zustandekommen geotropischer und heliotropischer Torsionen sich um etwas ganz anderes dreht, als um eine passende peripherische Vertheilung resistenter Gewebe, indem gerade da, wo jene an gewisse Strecken eines Stiels gebunden sind, die streng symmetrische und peripherische Anordnung von Gefäßbündeln, von Sklerenchym- und Collenchymsträngen abgeändert wird und einer centrischen Anordnung Platz macht. Es braucht hier nur auf den bekannten Bau der Blattstielpolster gegenüber den unbeweglichen Blattstielen vieler Pflanzen hingewiesen zu werden.

Wir werden später sehen, daß es sich auch bei den geotropischen Torsionen der Blattstiele um eine Combination von geotropischen Bewegungen mit exotropischer Lateralbewegung handelt und daß dann die eben ausgeführten Punkte nicht nur keine Schwierigkeiten bieten, sondern erst recht verständlich werden.

Um zu unserem Ausgangspunkte zurückzukehren, bleibt noch zu bemerken, daß sich die Gattung Tropaeolum in ihren meisten Arten bezüglich der Orientirungsbewegung der Blüthen ganz so verhält wie Linaria cymbalaria.

Durch die fast ganz aufrechte Stellung der Blüthenstiele von Tr. majus treten einige Modifikationen der bei Linaria dargestellten Vorgänge auf, die jedoch für unsere Betrachtungen unwesentlich sind, da es bei dieser Gattung ebenso die Schwere und das Licht sind, welche die normale Stellung zum Horizont und zum Lichte veranlassen, womit der Pflanze vollkommen gedient ist.

Wir verlassen nach dieser Charakteristik zweier der gewöhnlichsten Beispiele diesen eben besprochenen Habitus von Pflanzen mit zygomorphen Blüthen, obgleich hier noch eine Reihe anderer, vorzüglich fremdländischer Gewächse (z. B. Gesneriaceen) anzuführen wären, die aber keine wesentlich neuen Gesichtspunkte darbieten.

Unsere weitere Aufgabe wird nun sein, jene zahlreichen Gruppen von Pflanzenfamilien und Gattungen näher zu betrachten, deren Blüthen nicht so angelegt werden, daß sie bei aufrechtem Wuchse der Mutteraxe von vornherein in normaler Stellung sich befinden. Es werden hier alle jene Formen zu betrachten sein, deren einzige Symmetrie-Ebene ursprünglich schräg und quer gerichtet ist, oder deren Blüthenscheitel in der Anlage direkt abwärts gekehrt ist.

Diese Sonderlinge haben trotzdem das Bestreben, den Blüthenscheitel nach oben zu richten, und sind deshalb gezwungen, vor dem Aufblühen regelmäßig erst Orientirungsbewegungen auszuführen. Da sich diese im allgemeinen denjenigen direkt vergleichen lassen, welche wir an gewaltsam abnorm gestellten Blüthen bis jetzt kennen gelernt haben, so ist es wohl am Platze, hier einen kurzen Rückblick auf die bisherigen wichtigsten Erfahrungen zu werfen:

Die Zygomorphie der Blüthen steht mit ihrer Befruchtungsweise meist in sehr enger Beziehung und ist nur dann von Bedeutung, wenn der Blüthe zugleich eine ganz bestimmte Stellung zum Horizont zukommt; denn Lageveränderungen bedeuten dem anfliegenden Insekte gegenüber so viel, als ob die Pflanze mit einer wesentlich anders gestalteten Blüthe begabt sei.

Neben diesen zygomorphen Blüthen, welche bei plagiotroper Stellung im Raume physiologisch streng dorsiventral sind, giebt es eine Kategorie von Blüthen, deren Zygomorphie einen ganz anderen Sinn hat, nämlich nur dazu dient, den Blüthenstand, dem sie angehören, für Insekten auffälliger zu machen. Es verhalten sich diese als »unwesentlich-zygomorph« bezeichneten Blüthen wie ihre radiaten Schwesterblüthen, sie sind nicht physiologisch dorsiventral, sondern bezüglich ihres Geotropismus den Nebenwurzeln I. Ordnung zu vergleichen, sehr oft auch nur eingeschlechtig oder geschlechtslos.

Bei der großen Mehrzahl der Pflanzen sind die Blüthen so angelegt, daß sie sich an aufrechter Mutteraxe schon von vorn herein in »Normalstellung« befinden. Durch den negativen Geotropismus der Mutteraxe wird ihnen diese Stellung ohne eigenes Zuthun fast in allen Fällen gesichert. Der Ort der stärksten geotropischen Aufwärtskrümmung der Blüthenspindel befindet sich meist unterhalb aller noch nicht geöffneten Blüthenknospen, seltener unterhalb aller offenen Blüthen. Trotz dieser Einrichtung besitzen die zygomorphen Blüthen dieser Pflanzen das Vermögen, an der in abnormer Lage festgehaltenen Spindel selbständig ihre Normalstellung aufzusuchen, in hohem Maße. Die normale Lage zum Horizont wird aus jeder der Blüthe künstlich gegebenen abnormen Stellung durch geotropische Vertikalbewegungen, außerdem durch Epinastie wieder erlangt.

Neben der normalen Stellung zum Horizont kommt vielen Blüthen eine solche zum einfallenden Lichte, anderen eine solche zur Mutteraxe zu. Im letzten Falle sind die Blüthen befähigt, sich von der Mutteraxe nach außen wegzuwenden, welche Eigenschaft als Exotropie bezeichnet wurde.

Wenn die »normale Erdlage« der Blüthe auf die bezeichnete Weise erreicht ist, erfolgt bei heliotropischen Blüthen die Orientirung nach der Lichtquelle hin durch heliotropische Verlängerung der beschatteten Seitenkante (heliotropische Lateralbewegung). Bei nicht oder schwach heliotropischen, aber exotropischen Blüthen tritt eine exotropische Lateralbewegung ein, bis die Blüthe wieder direkt auswärts gerichtet ist.

Die exotropische Lateralbewegung tritt nicht mit der Constanz anderer Orientirungsbewegungen auf. (Da die bisher betrachteten Blüthen verhältnißmäßig selten in die Lage kommen, sie ausführen zu müssen, übt die Zuchtwahl nicht den Einfluß darauf, wie z. B. auf geotropische Orientirungsbewegungen, wodurch dieses Faktum vielleicht eher verständlich wird.) Sie ist an keine bestimmte Organseite gebunden, ergreift scheinbar willkürlich irgend eine, wenn beide dazu gleich geeignet wären, und wird mit

Activität ausgeführt. Mit Erreichung der Außenstellung der Blüthe wird sie sistirt; sehr oft wird aber dieser Endeffekt gar nicht erreicht.

Wo vor Eintritt der exotropischen Lateralbewegung bereits eine heliotropische eingetreten ist, da tritt auch die exotropische in der heliotropisch verlängerten Seitenkante auf, so daß die Orientirung auf dem kürzesten Wege zu stande kommt.

Die normale Erdlage wird während der Lateralbewegungen durch Geotropismus fortwährend beibehalten und regulirt, oder nach kurzen Störungen doch bald wieder erreicht.

Durch Combination der geotropischen Vertikalbewegungen mit der Lateralbewegung entsteht eine Torsion, welche der Größe der Lateralbewegung direkt proportional ist.

Nur auf diese thatsächlich zu beobachtende Weise ist das Zustandekommen der orientirenden Torsionen auf rationellem (kürzestem) Wege zu verstehen. Einseitiges Übergewicht getragener Theile, gleichzeitige Verlängerung aller Seitenkanten gegenüber einer axilen kürzeren Gewebemasse, oder ungleichmäßige Vertheilung resistenter Gewebe auf dem Organquerschnitt, sind zur Erklärung dieser Dinge nicht geeignet und kommen thatsächlich nicht in Betracht.

Die Orientirungsbewegungen werden meist von den Blüthenstielen ausgeführt, unterständige Fruchtknoten und Corollentheile sind zur Ausführung derselben aber auch — in manchen Fällen ausschließlich — befähigt.

Wo die Mutteraxe nicht normaler Weise aufwärts gerichtet ist, sondern beliebige Lagen im Raume einnimmt, da sind die Blüthen auf selbständige Orientirungsbewegungen regelmäßig angewiesen, wenn ihnen nicht, wie in seltenen Fällen, die normale Stellung durch ihr Eigengewicht und lange biegsame Stiele garantirt ist.

X.

Über Fermente und Enzyme.

Von

Dr. A. Hansen.

Die Vorstellungen, welche man mit dem Worte »Ferment« verbunden hat, haben sich im Laufe der Jahrzehnte sehr verändert. Das erscheint begreiflich, denn zu jener Zeit, als man zuerst gewisse Vorgänge als Fermentationen und gewisse Substanzen als Fermente bezeichnete, wußte man über die eigentliche Natur beider sehr wenig und es kann nicht wunder nehmen, daß unter dem Namen Fermente ganz verschiedene Dinge subsumirt wurden, deren Trennung, durch den heutigen Stand unserer Kenntnisse geboten, dennoch wegen der eingebürgerten gemeinsamen Wortbezeichnung einige Schwierigkeiten bereitet.

Die alkoholische Gährung des Zuckers ist ein Vorgang, der seit den ältesten Zeiten in der Kulturentwicklung der Menschheit eine so wichtige Rolle gespielt hat, daß der charakteristische Verlauf dieses Prozesses auch ohne wissenschaftliches Bedürfniß oft genug beobachtet wurde. Natürlich richtete sich die Aufmerksamkeit wie bei jeder primitiven Beobachtung nur auf das Äußerliche der Erscheinung. Das Aufschäumen, die Gasentwicklung war es besonders, welche bei der Gährung zuckerhaltiger Flüssigkeiten in die Augen fiel und sich daher als Characteristicum dieser zuerst und ursprünglich als Fermentation bezeichneten Erscheinung der Vorstellung einprägte. Zugleich wurde die Gährung eines der ersten Phänomene, bei welchem die Ahnung dessen, was man später einen chemischen Prozeß nannte, aufdämmerte, und dieser Anfang chemischer Erfahrung wurde von so bestimmendem Einfluß, daß man in der That viele später beobachtete chemische Vorgänge sich zunächst als eine Art von Gährung dachte.

Die Alkoholgährung wurde aber auch die Veranlassung, zuerst von einem Ferment zu reden. Die Praxis hatte die Thatsache ergeben, daß bei der Fermentation sich ein Niederschlag (nämlich die Hefe) bilde, welcher, in zuckerhaltige Flüssigkeiten übertragen, in diesen die gleiche Fermentation hervorrief. Aus diesem Grunde bezeichnete man das unbekannte, bei der Alkoholgährung abgeschiedene Produkt damals ganz konsequent als »Fer-

mentum«, als »das Ferment«, wobei man sich eines causalen Zusammenhanges des Fermentes und der Gährung wohl bewußt war, da die Weinhefe von den Alten auch zum Hervorrufen der Brotgährung aufbewahrt und verwendet wurde.

Die Vermengung der Wissenschaft mit der Mystik, welche die Alchemisten des 13., 14. und 15. Jahrhunderts zu den verworrensten Phantasien verleitete, brachte nicht nur Inkonsequenzen in diese Bezeichnungen, sondern veranlaßte ein unklares und geheimnißvolles Durcheinander von Worten und Vorstellungen, dessen Entwirrung ebenso unmöglich wie unfruchtbar ist.[1]) Trat auch das mystische Element bei den Chemikern des 17. und 18. Jahrhunderts bis zum Auftreten Lavoisier's allmählich zurück, so war doch der Begriff der Gährung ein sehr unbestimmter geworden, da man ihn auf die mannigfachsten Vorgänge ausgedehnt hatte.

Fermentationen nannten die Chemiker vor Lavoisier, offenbar wegen dieser äußeren Ähnlichkeit mit der Alkoholgährung, alle chemischen Reaktionen, welche unter Aufbrausen, also mit Gasentwicklung vor sich gingen. Man braucht nur ein beliebiges Buch der alten Literatur, in welchem chemische Experimente mitgetheilt werden, aufzuschlagen, um die heterogensten chemischen Prozesse, sofern eine Gasentwicklung dabei stattfindet, unter der Rubrik Fermentationen aufgeführt zu finden. Beispielsweise stellt Hales in seinen bekannten statical essays vom Jahre 1727 Oxydationen mit Salpetersäure, Kohlensäureentwicklung beim Zusammenbringen von Carbonaten mit Säuren u. a. m. als Fermentationen zusammen. Dasselbe thaten van Helmont und andere Chemiker jener Epoche. War auch schon von Sylvius de le Boë (1659) und von Lemery (1675) auf das Fälschliche dieser Bezeichnungsweise, wenigstens für die Zerlegung der Carbonate durch Säuren, hingewiesen worden, so wurde doch erst nach dem gewaltigen Fortschritt der Chemie durch Lavoisier die Sache endgültig in's Reine gebracht. Nach der richtigen Erkenntniß der Prozesse der Oxydation u. a. fiel für alle ebengenannten Vorgänge die Bezeichnung »Fermentatio« fort und verblieb, wie es im Anfange war, allein der Alkoholgährung, für welche, nachdem die lateinische Sprache als literarisches Verkehrsmittel in der Naturwissenschaft allmählich zurücktrat, im Deutschen das Wort »Gährung« als Terminus sich einbürgerte.

Für diese letztere mußte sich aber aus der erweiterten Erkenntniß unmittelbar ergeben, daß die Gasentwicklung gar nicht als hervorragendes Merkmal der Gährung gelten könne, da Gas bei den verschiedensten Prozessen entbunden wurde. Es kam vielmehr noch auf etwas Anderes an, das war die Entstehung von Alkohol. Lemery hatte in seinen Publikationen schon betont, daß man erst nach vollendeter Gährung aus dem Gährgemisch

---

1) Bezüglich dieser Epoche ist auf H. Kopp's Geschichte der Chemie 4. Theil zu verweisen, wo die alten Autoren ausführlich citirt sind.

Weingeist abdestilliren könne, und Becher und Stahl hatten in ihren 1669 und 1697 publizirten Schriften über Gährung gesagt, nur zuckerhaltige Flüssigkeiten unterlägen der Gährung und der Weingeist sei ein Produkt dieses Vorganges. Aber es war doch wieder Lavoisier, welcher auch in diesem Falle die noch ungeklärten Ansichten und Thatsachen zusammenfaßte und wissenschaftlich formulirte.

»Die Wirkungen der Weingährung«, sagt er, »sind folgende: Der Zucker, ein Oxyd, wird in zwei Theile getrennt, der eine Theil, nämlich der Sauerstoff, verbindet sich mit einem Theil des Kohlenstoffs und macht Kohlensäure, der andere Theil des Kohlenstoffs, dem der Sauerstoff entzogen ist, verbindet sich mit dem Wasserstoff, um eine brennbare Substanz, den Alkohol zu erzeugen, so daß, wenn es möglich wäre, die Kohlensäure mit dem Alkohol zu verbinden, wiederum Zucker entstehen müßte. Übrigens ist noch zu bemerken, daß der Wasser- und Kohlenstoff nicht im Zustande eines Öls sich im Alkohol befinden, sondern sie sind noch mit einem Antheil Sauerstoff verbunden, der sie mit Wasser mischbar macht.« [1])

In diesen Sätzen war zum ersten Mal klar ausgesprochen, daß die Gährung eine Zersetzung, eine chemische Spaltung, und zwar des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure sei.[2]) Auf die Veranlassung der Alkoholgährung, auf das Ferment, ging Lavoisier nicht weiter ein. Ihm kam es zunächst darauf an, durch eine chemische Gleichung den Gährungsprozeß verständlich zu machen. Damit war in der That ein bedeutender Fortschritt in einer Richtung erlangt. Eine vollständige Erklärung war aber damit nicht gewonnen, und konnte nicht gegeben werden, ohne ganz besonders wieder auf das Ferment zurückzukommen, welches bei den nun fortschreitenden Bestrebungen, eine Theorie der Gährung zu schaffen, in den Vordergrund treten mußte.

Obgleich Lavoisier das Ferment nicht besonders beachtete, so zweifelte man im allgemeinen nicht an seiner Nothwendigkeit für die Gährung. Vielmehr war diese schon vor Lavoisier mehrfach hervorgehoben worden, z. B. von Willis in dessen Diatribe de fermentatione von 1659 mit folgenden Worten: »Primus et praecipuus erit fermenti cujusdam corpori fermentando adjectio; cujus particulae cum prius sint in vigore et motu positae alias in massa fermentanda otiosas et torpidas exsuscitant et in motum vindicant.«

Es ist in diesen Sätzen nicht nur das Vorhandensein des Fermentes für den Beginn der Gährung postulirt, sondern in ihnen auch schon der Keim einer Theorie der Gährung enthalten, welche in erweiterter und wissenschaftlicherer Form später von Liebig aufgestellt wurde. Denn schon in Willis' Sätzen ist es, freilich nur sehr im allgemeinen, ausgedrückt, daß die

1) Lavoisier's physikalisch-chemische Schriften, aus dem Franz. v. H. F. Link. Greifswald 1794. Bd. V. p. 198. — Das französische Original befindet sich leider nicht auf der hiesigen Universitätsbibliothek.

2) Bekanntlich entstehen außerdem noch kleine Mengen Bernsteinsäure und Glycerin.



Zersetzung der gährenden Flüssigkeit durch eine von der Gegenwart eines Fermentes abhängige und das Gährmaterial ergreifende innere Bewegung zu stande komme. Ganz ähnlich wie Willis sprach sich Stahl über die Fermentwirkung aus (in der Zymotechnica fundamentalis 1697), aber natürlich mußten alle diese Äußerungen ziemlich unbestimmt bleiben, so lange man über die elementare Zusammensetzung der Substanzen, mit denen man operirte, noch völlig im Unklaren war. So lange man noch Schwefel, Quecksilber, Salz, Wasser oder Erde für die eigentlichen Grundbestandtheile aller Substanzen hielt, wie Willis, Stahl und andere Chemiker vor Lavoisier, konnte man über die substantiellen Verhältnisse des Fermentes ebenfalls blos ganz vage Vorstellungen haben. Freilich blieb auch in den Jahrzehnten nach Lavoisier das Ferment eine sehr hypothetische Substanz und kam zeitweise ziemlich außer Acht, besonders dann, als Gay-Lussac auf Grund seiner Versuche dem Sauerstoff der Luft eine hervorragende Rolle für das Zustandekommen der Gährung zuertheilte. Doch mußte sich die Überzeugung von der Nothwendigkeit des Fermentes selbstverständlich wieder Bahn brechen, und wenn man auch bis in die ersten 30 Jahre unseres Jahrhunderts noch immer nicht über das Ferment selbst aufgeklärt war, so hielt man es im allgemeinen wenigstens für etwas Positives, für eine stickstoffhaltige, organische Substanz, die bei der Gährung die Spaltung des Zuckers auf unbekannte Weise bewirke.

In den 30er Jahren dieses Jahrhunderts begann die Ausbildung der genaueren mikroskopischen Beobachtung, welche bis dahin, schon wegen der mangelhaften Instrumente, mehr eine Spielerei als eine wissenschaftliche Methode gewesen war. Erst die Herstellung von Instrumenten durch Amici, Oberhäuser, Chevalier u. a., welche den wissenschaftlichen Anforderungen entsprachen, ermöglichte die konsequente Entwickelung der Mikroskopie. Im Jahre 1835 hatte Cagniard-Latour in einem Briefe an die Académie des Sciences mitgetheilt, daß er die Hefe mikroskopisch untersucht habe. Die ganze Hefemasse bestehe aus kleinen Kügelchen, welche wahrscheinlich organisirt seien. 1837 überreichte derselbe Gelehrte eine ausführlichere Abhandlung, in welcher endgültig festgestellt war, daß die Hefe aus mikroskopischen Kügelchen bestehe, die sich durch Spaltung vermehrten und seiner Ansicht nach Pflanzen seien.[1])

---

1) Mémoire sur la fermentation vineuse. Ann. d. chimie et physique. 2 sér. T. 68 (1838) p. 206. Es war dies die erste richtige mikroskopische Beobachtung der Hefe. Leeuwenhoek's schon 1680 mit den damaligen unvollkommenen Instrumenten angestellte Beobachtung kann für eine Prioritätsfrage nicht in Betracht kommen, da die unter anderen zusammenhangslosen Merkwürdigkeiten mitgetheilte Beobachtung nicht ergab, um was es sich bei den Hefekügelchen handle. Aber auch andere Beobachtungen von Desmazières (1826) und Kützing (Erdmann's Journal f. pr. Chemie 1837) können keinen Anspruch erheben, da der erstere die Hefe für »animalcula monadina« hielt. Die Angaben Kützing's betonen zwar die pflanzliche Natur der Hefe, seine Beobachtungen sind aber sehr mangelhaft, sodaß nur diejenigen von Cagniard-Latour maßgebend sind.

Kurze Zeit darauf publizirte SCHWANN in Deutschland gleiche, unabhängig von CAGNIARD-LATOUR gemachte Beobachtungen.[1]) Die Hefe sei ein Pilz, dessen Keime wahrscheinlich in der Luft verbreitet, in eine Zuckerlösung gelangt, sich dort entwickelten und die Gährung veranlaßten. »Die Weingährung« sagt SCHWANN, »wird man sich vorstellen müssen als diejenige Zersetzung, welche dadurch hervorgebracht wird, daß der Zuckerpilz dem Zucker und einem stickstoffhaltigen Körper die zu seiner Ernährung und zu seinem Wachsthum nothwendigen Stoffe entzieht, wobei die nicht in die Pflanze übergehenden Elemente dieser Körper (wahrscheinlich unter mehreren anderen Stoffen) vorzugsweise sich zu Alkohol verbinden.«

Bei einem Rückblick auf die geschichtliche Entwickelung der Kenntnisse über Ferment und Gährung von unserem heute erlangten Standpunkt aus könnte es den Anschein haben, als ob durch diese beiden Beobachtungen eine klare Einsicht hätte Platz greifen müssen. Thatsächlich wurden aber CAGNIARD-LATOUR's und SCHWANN's Beobachtungen weder in Frankreich noch in Deutschland sonderlich beachtet, was aber nur auf den ersten Blick befremdend erscheint, bei näherer Betrachtung erklärlich wird.

Den Chemikern, welche sich fast allein bis dahin mit der Gährung beschäftigt hatten und dieselbe causal zu erklären sich bemühten, konnte die Entdeckung, daß das Ferment aus organisirten Kügelchen bestehe, die wahrscheinlich Pflanzen seien, nichts nützen. Diese Entdeckung bezog sich ja nur auf die äußere Form des Fermentes. Für die Theorie der Gährung brachten die Beobachtungen CAGNIARD-LATOUR's und SCHWANN's gar keine neuen Gesichtspunkte. Es konnte den Chemikern ganz gleichgültig sein, ob die Hefe aus Pflanzenzellen bestand oder nicht, wenn nicht zugleich offenbar wurde, auf welche Weise die organischen Kügelchen die Zersetzung des Zuckers bewerkstelligten, denn das war der brennende Punkt, auf den die Chemiker ihr Denken richteten. Durch die kurze Bemerkung SCHWANN's, die Zerlegung des Zuckers werde durch das Wachsthum des Zuckerpilzes veranlaßt, war die Einsicht in den chemischen Verlauf der Gährung nicht um einen Schritt gefördert. Man konnte auch über die causale Beziehung zwischen Hefezelle und Gährung damals noch keine bestimmte Vorstellung haben, denn man darf nicht vergessen, daß man mit dem Satz, die Hefe bestehe aus organisirten Kügelchen, nicht etwa unseren modernen Zellenbegriff verband oder verbinden konnte. Die Zellenlehre war noch gar nicht geboren, sondern begann erst in den 40er Jahren sich in ihren ersten Anfängen zu entwickeln. Unter einer Zelle verstand man überhaupt nur die Gewebezellen höherer Pflanzen.[2]) Von Protoplasma wußte man noch nichts, und wenn man heute sagt — was für uns sehr weittragend klingt — man

1) Vorläufige Mittheilung, betreffend Versuche über Weingährung und Fäulniß. POGGENDORFF's Annalen, Bd. 41 (1837).

2) Weder SCHWANN noch CAGNIARD-LATOUR sprechen bei der Hefe von Zellen, sondern nur von Körnchen und Kügelchen.



habe damals entdeckt, die Hefe bestehe aus Pflanzenzellen, so ist dieser Satz eine Entstellung der Geschichte, durch welche man erst viel später gemachte Entdeckungen Personen zuschreibt, die sie gar nicht machen konnten. Nach dieser Methode ist man im stande, ohne alle Schwierigkeit dem Aristoteles die Entdeckung des Begriffes der chemischen Verbindung zuzuschreiben.

Ich glaube diese Sachlage betonen zu müssen, da in historischen Übersichten der Entwickelung der Gährungstheorie in der Regel Cagniard-Latour und Schwann als verkannte Genies hingestellt werden, deren epochemachende Entdeckung der Zellennatur der Hefe wegen des ablehnenden Verhaltens der Chemiker keine Früchte habe tragen können. Ein besonderes Bedauern trifft dabei gewöhnlich Liebig, daß er, trotz seiner sonstigen Genialität, die Bedeutung jener Beobachtungen nicht erkannt und durch seine kurz darauf veröffentlichte Gährungstheorie die Wissenschaft mehr aufgehalten als gefördert habe. Man kann aber selbstverständlich die Bedeutung von Cagniard-Latour's und Schwann's Beobachtungen nur abschwächen, wenn man sie auf Kosten Anderer überschätzt. Den besten Beweis, daß man mit jenen beiden Beobachtungen auch bei besserem Willen nichts hätte anfangen können, erblicke ich darin, daß noch heute, wo wir uns doch wohl bewußt sind, was wir unter einer Zelle zu verstehen haben, die causale Beziehung zwischen der Hefezelle und der Spaltung des Zuckers bei der Gährung ebenso dunkel ist, wie 1837. Auf den eigentlichen Kernpunkt der Theorie der Gährung haben die mikroskopischen Beobachtungen nur einen mittelbaren Einfluß gehabt und die vollkommensten mikroskopischen Untersuchungen unserer Tage haben nur Thatsachen festgestellt, welche zur Erweiterung und nicht zur Widerlegung der Theorie Liebig's geführt haben. Es ist trotzdem Mode geworden, Liebig's in den Jahren 1837—1870 entwickelte Gährungstheorie als einen Irrweg zu bezeichnen, von dem man nur mit Mühe, besonders durch Pasteur's Untersuchungen auf den richtigen Pfad zurückgeführt worden sei. Die Lobeserhebungen, welche Liebig neben dieser Kritik gespendet werden, sprechen aber mehr für die Unsicherheit der Kritiker, als für ihre Überzeugungstreue. Kritiklose Köpfe, welche sich für Kritiker halten, weil sie einem Manne von Bedeutung einen Irrthum glauben nachweisen zu können, pflegen sich ja gewöhnlich auf diese Weise zu salviren. Bei der Gegenüberstellung von Liebig und Pasteur als theoretischen Forschern läuft übrigens auch eine Begriffsverwechselung mit unter, denn die von dem letzteren begründete richtige Thatsache, daß die Gährung nur bei Gegenwart von Hefe stattfindet, ist keine Theorie, wie man dies mehrfach liest, und die später von Pasteur aufgestellte Sauerstoffentziehungs-Theorie wurde widerlegt. Es hat also heute keinen rechten Sinn mehr, Liebig und Pasteur gegenüberzustellen, und gar keinen, zu behaupten, Liebig's Theorie sei durch Pasteur's Versuche widerlegt worden.

In der historischen Entwickelung der theoretischen Ansichten über die Gährung bildet LIEBIG's Theorie keinen Abweg, sondern den geraden Weg von den älteren Ansichten WILLIS' und STAHL's[1]) zu den in allerneuester Zeit geltend gemachten theoretischen Anschauungen NÄGELI's. NÄGELI's Theorie der Gährung ist nur eine Umsetzung der LIEBIG'schen in's Physiologische und die Verwandtschaft beider so naheliegend, daß es nicht zweifelhaft sein kann, ob NÄGELI ohne LIEBIG's Vorgang zu seiner Theorie gelangt wäre, welche nur eine klarere und dem Standpunkt unserer Kenntnisse angemessene Form der LIEBIG'schen ist.[2])

LIEBIG's Publikationen der Jahre 1837—1870 sind für unsere Betrachtung deshalb von Bedeutung, weil durch die Zusammenfassung der bis dahin fast ausschließlich diskutirten Alkoholgährung mit einer Anzahl ähnlicher Prozesse überhaupt zuerst der Begriff Ferment als ein allgemeinerer fixirt wurde. Die aufblühende organische Chemie führte zur Bekanntschaft mit mehreren chemischen Spaltungen, deren Analogie mit der Alkoholgährung ganz eklatant war und die man daher konsequent ebenfalls als Gährungen bezeichnete. Es waren dies die Zerlegungen des Amygdalins, der Myronsäure und die später gefundene Spaltung der Rubierythrinsäure.

WÖHLER und LIEBIG stellten durch ihre Untersuchung über die Bildung des Bittermandelöls fest, daß dieses neben Blausäure und Zucker durch die Einwirkung des Emulsins auf das von ROBIQUET und BOUTRON-CHARLARD schon dargestellte Amygdalin der Mandeln entstehe.

»Die geringe Menge Emulsin, welche verhältnißmäßig erforderlich ist, um das Zerfallen des Amygdalins in die erwähnten Produkte hervorzubringen, sowie der ganze Vorgang dieser Zersetzung zeigen, daß man es mit keiner gewöhnlichen chemischen Wirkung zu thun habe; eine gewisse Ähnlichkeit besitzt sie mit der Wirkung der Hefe auf den Zucker.«[3])

Solche Analogien stellten sich bald mehrere heraus. Alle derartigen Vorgänge wurden als Gährungen bezeichnet, und da auch bei diesen Gährungen besondere Substanzen als Gährungserreger wirkten, so übertrug

1) Die Äußerungen SCHÜTZENBERGER's (Gährungserscheinungen), LIEBIG habe diese älteren Ansichten nur »aufgefrischt« und »etwas anders zugestutzt«, sind nicht gerecht, wenn man nicht jede Weiterentwickelung der Theorie in einer Wissenschaft als ein »Zustutzen« bezeichnen will.

2) Der Unterschied zwischen LIEBIG's und NÄGELI's Anschauungen ist der, daß der erstere annahm, die Molekularbewegung des in Zersetzung begriffenen Fermentes übertrage dieselbe auf den Zucker, während nach NÄGELI Gährung entsteht durch Übertragung der Schwingungen »der Moleküle, Atomgruppen und Atome verschiedener, das lebende Plasma zusammensetzender Verbindungen (welche hierbei chemisch unverändert bleiben) auf das Gährmaterial, wodurch das Gleichgewicht in dessen Molekülen zerstört und dieselben zum Zerfallen gebracht werden.« (NÄGELI's Theorie der Gährung p. 29.)

3) WÖHLER und LIEBIG, Über die Bildung des Bittermandelöls. POGGENDORFF's Annalen 1837. Bd. 41.



man auf sie von der Hefe den Namen Ferment. In den chemischen Briefen von Liebig (3. Aufl. 1851) heißt es p. 231:

»Alle der Fäulniß [1]) unfähigen Materien heißen gährungsfähig, wenn sie die Eigenschaft besitzen, mit faulenden Stoffen eine Zersetzung zu erleiden; der Prozeß der Zersetzung heißt jetzt Gährung, der faulende Körper, durch welchen dieselbe bedingt ist, empfängt jetzt den Namen Ferment.«

Damit waren die Namen festgesetzt. Man sprach von Alkohol-, Milchsäure-, Buttersäure-, Bittermandelöl-, Senföl-Gährung und von deren Fermenten. Über die Natur dieser Fermente waren aber auch jetzt noch die Vorstellungen Liebig's und anderer Chemiker keine geklärten und von ganz eigenthümlicher Art. Liebig sagt über die Fermente: »Der Kleber, das Pflanzenalbumin, Pflanzencaseïn der Pflanzensäfte erregen Gährung, weil sie in Zersetzung übergehen, ihre Wirkung beruht auf dem Zustand des Wechsels in der Form und Beschaffenheit ihrer Elementartheilchen; indem sie sich verändern und abgeschieden werden, nehmen sie in der Folge der Mitwirkung anderer untergeordneter Bedingungen die Formen eines niedrigen Pflanzengebildes an, dessen vitale Eigenthümlichkeiten auf einem Übergangszustand beruhen und mit dessen Vollendung erlöschen.« (Chem. Briefe p. 298.) [2])

Die merkwürdige Vorstellung, daß die Fermente eine Art Mittelding zwischen lebendem Wesen und chemischer Verbindung seien, findet man in den chemischen Lehrbüchern damaliger Zeit. In Löwig's Chemie der organischen Verbindungen z. B. sind alle Fermentwirkungen, sowohl die Alkohol- und Milchsäuregährung, als auch die Amygdalin- und Myronsäurespaltung, als »Zersetzungen organischer Verbindungen unter Mitwirkung lebender Wesen« abgehandelt. Es wird zwar nur von der Hefe ausdrücklich berichtet, daß durch die mikroskopische Untersuchung ihre Pflanzennatur festgestellt sei, allein die anderen Fermente hatte man eben noch nicht mikroskopisch untersucht. Sie konnten sich ja möglicher Weise auch als organisirte Kügelchen herausstellen. Die Beschäftigung mit der Hefe mußte aber gerade eine solche Vorstellung von einem Zwischending von lebendem Wesen und chemischer Verbindung unterstützen, denn einerseits erwies sie sich mikroskopisch als Pflanze, andererseits konnte man die Hefe, wie jede andere Substanz, analysiren und sie stimmte in Beziehung

---

1) Der Ausdruck Fäulniß ist nicht im heutigen Sinne zu verstehen, sondern hat bei Liebig die bestimmte Bedeutung der spontanen chemischen Zersetzung einer Substanz. Chem. Briefe p. 230.

2) Wenn man erwägt, daß in allerneuester Zeit nicht ohne Aufsehen von Wigand analoge Vorstellungen veröffentlicht wurden, so erregt es keine Verwunderung, daß Liebig die citirten Sätze schrieb zu einer Zeit, wo die generatio spontanea noch allgemein bestand. Später hat bekanntlich Liebig, wie sich von selbst versteht, eine solche Entstehung der Hefepilze nicht mehr angenommen, was aber seine theoretischen Ansichten über die Gährung nicht beeinflußte. Liebig, Über Gährung und die Quelle der Muskelkraft. Ann. d. Chemie u. Pharm. 153. (1870.)

auf ihre elementare Zusammensetzung ziemlich mit den Proteïnsubstanzen, denen sie auch in ihrem sonstigen chemischen Verhalten am nächsten kam.

Daß man nicht wenigstens über einen Theil der Fermente schon damals aufgeklärt wurde, lag an dem Mangel der Betheiligung von Seiten der Botaniker, welche sich physiologischen Fragen fern hielten. Diesen, nicht LIEBIG und den Chemikern, wäre der Vorwurf zu machen, daß sie CAGNIARD-LATOUR's und SCHWANN's Beobachtungen gar nicht beachteten und verfolgten.

Es wurde daher auch gar nicht — weder durch die alten, noch durch neue mikroskopische Untersuchungen, sondern vorwiegend auf experimentellem Wege — von PASTEUR im Jahre 1860 festgestellt, daß ein Theil der Fermente, nämlich das der Alkoholgährung, das Milchsäure- und Buttersäureferment, Organismen seien.

Diese Thatsachen wurden nach der regeren Theilnahme der Botaniker an diesen Forschungen ebenso sicher begründet, als sich herausstellte, daß einem anderen Theil der Fermente, z. B. dem Emulsin, Myrosin, der Diastase u. a., eine Organisation nicht zukäme, Thatsachen, die sich weniger durch Entdeckungen Einzelner, sondern in der ruhigen Entwickelung der Wissenschaft ergaben.[1])

Es liegt auf der Hand, daß dies für eine Klassifikation der Erscheinungen erschwerend wurde. Man hatte ähnliche Wirkungen verschiedener Ursachen vor sich. Wollte man auf die ersteren Gewicht legen, so gehörten alle Fermente zusammen, sollte aber die Form des Gährungserregers maßgebend sein, so war eine Trennung der Fermente geboten. Man versuchte beides zu vereinigen, und indem man der analogen Wirkungen wegen die Gährungspilze mit den anderen Substanzen unter dem Namen »Fermente« vereinigte, gab man den ersteren zur Unterscheidung die Bezeichnung »organisirte oder geformte Fermente«, während die andere Gruppe als »unorganisirte oder ungeformte Fermente« aufgeführt wurde.

Dies war ein Mißgriff, der heute nicht nur unbefriedigend ist, sondern nachgerade beginnt, fühlbar unangenehm zu werden. Es giebt gar keine Definition des organisirten Fermentes, sondern man verbindet damit nur die allgemeine Vorstellung eines Organismus, welcher chemische Zersetzungen hervorruft. Wo ist aber da die Grenze für diese Bezeichnung? Soll man einen großen Schmarotzerpilz, der die Holzmasse eines Baumes zersetzt, oder eine Orobanche, oder jede Keimpflanze auch ein organisirtes Ferment nennen? Das würde geistlos sein, und doch ist das Gegentheil Inkonsequenz. — Die Hefe produzirt bekanntlich das Invertin, welches vor der Gährung den Rohrzucker in gährungsfähigen Zucker umwandelt. Das Invertin ist also ein ungeformtes Ferment, welches von einem geformten Fer-

1) Es ist aber doch auffallend, wie spät dies geschah. REESS' ausführlichere Untersuchungen über die Hefe, in denen dieselbe ihren Platz im Pilzsystem erhielt, erschienen erst 1870.



ment erzeugt wird. Solchen Komplikationen des Ausdrucks gegenüber wäre es zweckmäßiger, wenigstens für die eine Gruppe das Wort Ferment ganz aufzugeben, es fragt sich nur für welche?

Das ältere Anrecht auf den Namen haben die Gährungspilze, denn ursprünglich hieß nur die Hefe allein Ferment. In neuerer Zeit ist dieser Ausdruck jedoch vorwiegend für die ungeformten Fermente, für das Pepsin, für die Diastase etc. in Gebrauch. Einem Botaniker fällt es gewiß nicht mehr ein, die Hefe und die Bacterien in seinen Vorträgen als Fermente zu bezeichnen, und wenn auch in chemischen Lehrbüchern dieser Gebrauch noch herrscht, so könnte er füglich aufgegeben werden, da von den sogen. organisirten Fermenten jedes seine systematische Stellung im Pflanzenreich besitzt oder doch über kurz oder lang bekommt und zur allgemeinen Bezeichnung das Wort Pilz vorhanden ist. Für die Gährungspilze das Wort Ferment beizubehalten empfiehlt sich besonders deshalb nicht, weil man heute im allgemeinen die Vorstellung von etwas Organisirtem viel weniger leicht damit verknüpft, als von unorganisirten Substanzen.

Will man also den Ausdruck Ferment beibehalten, so muß man ihn in Zukunft ausschließlich für die ungeformten Fermente anwenden. Viel besser aber wäre es, dies Wort überhaupt zu streichen und die von Kühne vorgeschlagene Bezeichnung »Enzym« konsequent für die ungeformten Fermente zu brauchen, was noch einen anderen Vortheil hat. Es handelt sich bekanntlich auch darum, Gährung und enzymatische Wirkung zu unterscheiden. Nägeli hat einen Unterschied beider so ähnlichen Prozesse hervorgehoben, der durchaus einleuchtet. Nägeli sagt: [1])

»Die Fermente haben in den meisten Fällen die Aufgabe, Nährstoffe, die in unverwerthbarer Form vorhanden sind, in verwerthbare umzuwandeln, unlösliche löslich, nicht diosmirende diosmirfähig zu machen. Sie verwandeln die Albuminate in Peptone, Stärkemehl, Gummi, Cellulose in Glykoseformen, sie invertiren Rohr- und Milchzucker, sie zerlegen die Fette in keimenden Samen.«

»Die Hefe- oder Gährwirkung hat gerade den entgegengesetzten Charakter; ihre Produkte sind ausnahmslos schlechter nährende Verbindungen und sie zerstört vorzugsweise die am besten nährenden Stoffe.«

So vortrefflich diese von Nägeli gemachte Unterscheidung ist, so sind die beiden von ihm gewählten Wortbezeichnungen »Gährung« und »Fermentwirkung« für die beiden Prozesse in Rücksicht auf fremde Sprachen nicht zweckmäßig. Die romanischen Sprachen und die englische haben für unser Wort »Gährung« den Ausdruck Fermentation, würden aber Nägeli's zweiten Terminus »Fermentwirkung« nur mit demselben Wort übersetzen können, eine Schwierigkeit, die auch Sachs schon bei der Übersetzung seiner »Vorlesungen« in's Englische erfahren hat.

---

1) Theorie der Gährung. p. 13 ff.



Es empfiehlt sich also in jedem Falle, das Wort Ferment in unserem Sinne weder allein noch in Zusammensetzungen zu benutzen, sondern durch »Enzym« zu ersetzen. Die Gährungen werden durch niedere Pilze bewirkt, die enzymatischen Spaltungen durch Enzyme.

Diese Betrachtungen mußten sich bei einer Beschäftigung mit pflanzlichen Enzymen aufdrängen und es schien als der passendste Ort, dieselben einigen thatsächlichen Mittheilungen voranzustellen, welche sich in den folgenden Blättern unter Hinzuziehung der wichtigsten schon bekannten einschlägigen Facta finden.

Während zunächst die Enzyme ein vorwiegend chemisches Interesse beanspruchten, wurde ein Theil derselben beim fortschreitenden Studium der Verdauungsvorgänge für die thierische Physiologie von außerordentlicher Wichtigkeit. Bei den Pflanzen dauerte es länger, ehe man erkannte, daß hier ebenfalls Enzyme eine Rolle bei der Ernährung mitspielten.

Die Umwandlung der Stärke in Zucker bei der Malzbereitung, welche nach den von Kirchhof 1812 und Saussure 1834 angestellten Untersuchungen durch eine in den Gerstensamen enthaltene eiweißartige Substanz bewirkt werden sollte, war lange bekannt, ehe dieselbe von der physiologischen Wissenschaft verwerthet wurde. Daß die Diastase oder allgemeiner diastatische Enzyme bei der Auflösung der Stärke in den Pflanzen eine Rolle spielten, würde sich besonders aus den ausführlicheren Beobachtungen von Payen und Persoz, welche zuerst die Diastase in reinerer Form darstellten, ergeben haben, wenn damals die Pflanzenphysiologie, speziell die Ernährungslehre nicht noch vollständig brach gelegen hätte. Die beiden genannten Chemiker stellten aus gekeimter Gerste, Weizen, Hafer die Diastase dar und ergänzten ihre Beobachtungen später durch den Nachweis derselben in Reis- und Maiskörnern, in treibenden Kartoffelknollen und Knospen von Ailanthus glandulosa. Mulder's Äußerungen, daß sich wohl kaum ein Pflanzensaft finde, welcher der Fähigkeit, Stärkemehl in Dextrin und Zucker überzuführen, entbehre, waren zu allgemein gehalten, um Eindruck machen zu können, und obgleich man später schon lange an die Allgemeinheit diastatischer Enzyme glaubte, war selbst bis zum Jahre 1874 diese noch nicht bestimmt ausgesprochen. Sachs spricht sich in seinem Lehrbuch über die Lösung der Stärke aus wie folgt: »Innerhalb der lebenden Zelle kann die Stärke in sehr verschiedener Weise gelöst werden, wahrscheinlich geschieht es hier meist unter dem Einfluß des Protoplasma oder doch unter Mitwirkung stickstoffhaltiger Verbindungen des Zellsaftes.« —

Die Reserve, mit welcher hier die Ansicht über die Umwandlung der Stärke trotz der oben berichteten Payen-Persoz'schen Nachweise vorgetragen ist, ist auch heute noch aufrecht zu erhalten gegenüber der Thatsache, daß noch ein schlagender Nachweis diastatischer Enzyme in den assimilirenden Blättern fehlt. Gerade hier wäre dieser Nachweis um so nöthiger, als nach Sachs' neuesten Untersuchungen über die Ernährungsthätigkeit der Blätter,

Bildung und Wiederauflösung der Stärke nicht blos auf winzige Mengen, sondern auf namhafte Quantitäten sich erstreckt. Die Berechtigung, wenigstens einen Analogieschluß auf die Blätter zu machen, ergab sich später besonders aus den Untersuchungen »über die stärkeumbildenden Fermente« von Baranetzky (1878), der aus verschiedenen Theilen zahlreicherer Pflanzen diastatische Enzyme darstellte und zugleich die Auflösung der Stärkekörner dem genaueren Studium unterwarf. Heute ist daher die Anschauung, daß die unumgängliche Auflösung der Stärke bei den Ernährungsprozessen überall durch diastatische Enzyme bewerkstelligt werde, allgemein acceptirt und mit einem gewissen Recht, weil kein Grund gegen diesen Schluß der Analogie spricht. Bekanntermaßen sind außer den Enzymen nur verdünnte Säuren bei höherer Temperatur im stande, Stärke in Glukose umzuwandeln, und diese Verhältnisse können für die Pflanze nicht in Betracht kommen.

Die Eiweißverdauung, welche beim Thiere eine so große Rolle spielt, liegt bei den Pflanzen als allgemeiner Ernährungsprozeß nicht so auf der Hand, und so hat man an das Vorkommen peptonisirender Enzyme bei den Pflanzen gar nicht gedacht, bis deren Vorkommen bei den Insectivoren durch Hooker 1874 nachgewiesen wurde, was begreiflicher Weise anfangs ebensoviel Zweifel als Aufsehen erregte. Doch wurde die Thatsache bald durch mehrere Beobachter bestätigt.[1] Obgleich das wichtigere Problem bei den Insectivoren in den Reizerscheinungen liegt, richtete sich damals die Aufmerksamkeit vorwiegend auf den Auflösungsvorgang der eingefangenen Insekten und es wurde entschieden, daß es sich in der That um einen eigentlichen Verdauungsprozeß handle, verursacht von einem peptonisirenden Enzym, welches durch Hinzutritt einer nach der Reizung von den Secretionsorganen mit ausgeschiedenen Säure in ähnlicher Weise wirkt, wie das Pepsin des thierischen Magens. Nachdem diese Ansicht mehrfach bestritten, ergab sich die Richtigkeit derselben durch Isolirung des Enzyms und Anstellung von Verdauungsversuchen unabhängig von der Pflanze.

Reess und Will extrahirten nach dem bekannten Hüfner'schen Verfahren Blätter von Drosera rotundifolia mit Glycerin. Das Glycerinextrakt verdaute bei Zimmertemperatur zwischen 19—25° C. kleine Flocken gequollenen Fibrins vollständig. Die Darstellung des Enzyms in fester Form wurde nicht unternommen und stößt überhaupt, weil es schwer hält, größere Mengen Sekretes zu erhalten, auf Schwierigkeiten.

Mit Nepenthessekret wurden von Gorup und Vines Versuche angestellt, welche ergaben, daß das neutrale Nepenthessekret keine Wirkung, dagegen nach dem Ansäuern seine stark verdauende Wirkung auf Fibrin äußere.

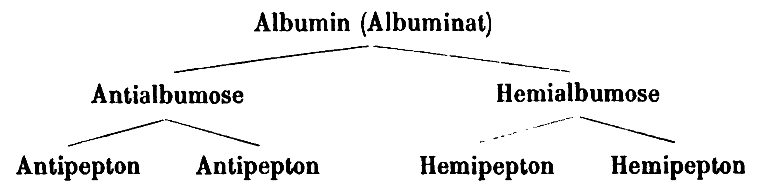
1) Einige Bemerkungen über »fleischfressende Pflanzen« v. M. Reess u. H. Will, Sitzungsber. d. phys. med. Societät zu Erlangen 1875, abgedruckt Bot. Ztg. 1876. N. 44.
Vines, On the digestive Ferment of Nepenthes. Linnean Soc. Journal. vol. XV.
E. v. Gorup u. H. Will, Berichte d. deutsch. chem. Gesellsch. 1876. IX. Jahrg. 678.
Darwin, Insectivorous Plants.

Derartige Versuche sind seitdem genügend wiederholt worden, unter andern auch von SACHS[1]), sodaß die Thatsache des Vorkommens von peptonisirenden Enzymen und einer dadurch bewirkten Verdauung bei den Insectivoren nicht mehr bezweifelt wird.

Wenn ich noch einige Versuche mittheile, welche ich im Anschluß an andere mit Nepenthessekret angestellt habe, so geschieht dies auch nicht, um die eben besprochenen Thatsachen noch zu bekräftigen, sondern um über die Verdauungsprodukte, mit denen sich die genannten Beobachter nicht beschäftigt haben, einige Angaben zu machen.

Das Enzym des Nepenthessekrets ist schon mehrfach als »Pflanzenpepsin« bezeichnet worden, doch nur wegen der allgemeinen Ähnlichkeit der durch beide Enzyme veranlaßten Verdauungsvorgänge.

Nach den Untersuchungen von KÜHNE verläuft die peptische Verdauung nach folgendem Schema:



Aus der Verdauungsflüssigkeit können die Anti- und Hemialbumose durch Natronlauge gefällt werden. Die Hemialbumose kann aus dem Gemenge durch 5% ige Kochsalzlösung extrahirt werden und giebt dann die bekannte Reaktion mit Salpetersäure.

Um das Enzym des Nepenthessekrets mit dem thierischen Pepsin zu vergleichen, ist es jedenfalls nöthig, sich von der Übereinstimmung oder Nichtübereinstimmung der Verdauungsprodukte Rechenschaft zu geben. Ich leitete daher zu diesem Zwecke zunächst einen Verdauungsversuch mit Nepenthessekret ein.

40,0 ausgewaschenes Fibrin, welches durch Pressen vom Wasser soweit befreit wurde, daß es nur noch feucht war, ließ ich in bekannter Weise in 1 Liter 0,2% iger Salzsäure zur Gallerte aufquellen. Nachdem das Gemisch auf die Temperatur von 40° gebracht war, wurden 7 ccm frischen, wasserklaren Nepenthessekrets zugesetzt. Nach 2 Stunden war eine energische Einwirkung des Fermentes bemerkbar und über Nacht (von Abends 8 bis Morgens 8 Uhr) die Verdauung bei 40° vollendet.[2]) Es war eine vollständig wasserdünne Flüssigkeit, wie bei der Pepsinverdauung, erhalten worden.

Die Verdauungsflüssigkeit wurde mit Natronlauge neutralisirt, der Niederschlag abfiltrirt und nach dem Auswaschen mit 5% iger Kochsalzlösung

1) Vorlesungen p. 459.

2) Die Verdauung war natürlich schon früher beendet, doch lag in diesem Falle nicht die Absicht vor, die Zeit genau zu bestimmen.



ausgekocht. Die Lösung gab die Hemialbumosereaktion: mit NO_3H in der Kälte einen Niederschlag, welcher sich beim Erwärmen löst, beim Abkühlen zurückkehrt. Das von den Albumosen getrennte Filtrat enthielt die Peptone. Nach dem Eindampfen wurden dieselben dialysirt. Das Dialysat gab mit Kali und Kupfer die purpurrothe Peptonreaktion.

Nach diesen Resultaten könnte man in der That das Ferment des Nepenthessekretes als Pflanzenpepsin bezeichnen, doch dürfte zur definitiven Identificirung noch ein genauerer Vergleich der Eigenschaften bezüglich der Resistenz gegen Säuren und Temperaturen nöthig sein.

In alkalischer Lösung wirkt das Sekret nicht verdauend und stimmt auch darin mit dem Pepsin überein, während es sich in dieser Beziehung von einigen anderen pflanzlichen peptonisirenden Enzymen, welche sowohl in saurer als alkalischer Lösung wirksam sind, unterscheidet.

Das Auffinden der peptonisirenden Enzyme bei den Insektivoren ging mit der Begreiflichkeit ihrer physiologischen Bedeutung Hand in Hand. Momentan hat aber ein anderes Vorkommen von eiweißverdauenden Enzymen die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, ohne daß auch in diesem Falle ihr Vorkommen völlig erklärlich erscheint. Es sind die peptonisirenden Enzyme, welche in einigen Milchsäften entdeckt worden sind.

Die Bedeutung der Milchsäfte für die Pflanzen ist noch unbekannt. Die Milchsäfte stellen Emulsionen dar, welche die verschiedensten Stoffe enthalten, kleine Mengen von Kohlehydraten und Proteïnsubstanzen neben größeren Mengen Harz, Kautschuk, organ. Säuren, Alkaloiden etc. Aus der chemischen Zusammensetzung der Milchsäfte ist aber kein Schluß auf deren Bedeutung zu ziehen, da sie ebensogut Exkrete, wie Bildungssäfte für Organe sein können. Begreiflicher Weise erregte es Interesse, daß man gerade in den noch räthselhaften Milchröhren bei einzelnen Pflanzen Enzyme von sehr stark verdauender Wirkung nachweisen konnte.

Die Andeutungen, welche sich in der älteren Literatur fanden, hatten nicht genügt, die Aufmerksamkeit auf dies Faktum zu lenken. Diese Andeutungen bezogen sich auf die Wirkung des Milchsaftes von Carica Papaya, der nach den Berichten mehrerer Reisenden die Fleischfaser weich machen und in den Tropen zum Mürbekochen des Fleisches praktische Verwendung finden sollte. Es war deshalb verdienstvoll, daß Wittmack diese in der Literatur mehr als unverbürgtes Curiosum wie als Thatsache von wissenschaftlichem Interesse mitgetheilte Angabe einer Prüfung unterzog.[1]) Wittmack konnte in mehrfachen Versuchen mit frischem aus einer Frucht von Carica Papaya gewonnenem Milchsaft die erweichende Wirkung an frischem Fleisch bestätigen. Beim Kochen von frischem Rindfleisch mit einem Zusatz von verdünntem Milchsaft zerfiel das Fleisch leicht im Gegensatz zu in

1) Wittmack, Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 19. Febr. 1878, wo die ältere Literatur mitgetheilt ist (abgedruckt Bot. Zeitg. 1878). Bot. Zeitung 1880 p. 143, 175, 236.

reinem Wasser gekochtem, welches zäh blieb. Außerdem wurde die verdauende Wirkung des Milchsaftes auf gekochtes Hühnereiweiß, wie die Caseïnfällende beim Erwärmen von Milch mit Milchsaft auf 35° und endlich eine verflüssigende Einwirkung auf Gelatine festgestellt. (l. c.) Durch die Angaben des Aristoteles und Dioscorides veranlaßt, daß die Alten den Milchsaft des Feigenbaumes wie Lab zur Herstellung von Käse benutzt hätten, machte Wittmack erst einige Versuche mit Milchsaft von Ficus Carica und konnte einerseits die Gerinnung der Milch durch denselben bestätigen, fand andererseits aber auch ganz wie bei Carica Papaya peptonisirende Eigenschaften beim Feigenmilchsaft und auch noch bei einer anderen Ficusart, Ficus macrocarpa. [1]) Mit einiger Ausführlichkeit sind nur die Versuche mit dem Milchsaft von Carica Papaya angestellt worden, welche, wie bekannt, später von Wurtz wiederholt und ausgedehnt wurden. [2])

Es war, trotzdem das Vorhandensein peptonisirender Enzyme in den Milchsäften der genannten Pflanzen nicht zweifelhaft war, doch noch so Vieles bei Anstellung der Versuche unberücksichtigt geblieben, daß es mir nicht überflüssig schien, dieselben wieder aufzunehmen und strengeren Ansprüchen entsprechend auszudehnen. Es sind z. B. die Angaben über den Unterschied des Carica Papaya-Enzyms vom Pepsin, welche Wittmack Bot. Ztg., 1879, p. 556 gemacht hat, nicht genau. In dem Ergebniß, daß der Papaya-Milchsaft ohne Säurezusatz verdauend wirke, erblickt Wittmack einen Gegensatz zum Pepsin, allein die natürliche Reaction des Milchsaftes wurde nicht geprüft, und da dieser wie auch der von Ficus sauer reagirt, so war thatsächlich die Verdauung doch in saurer Lösung verlaufen. Um mit den Enzymen des thierischen Organismus einen Vergleich ziehen zu können, waren also exaktere Verdauungsversuche in saurer und alkalischer Lösung nöthig. Außerdem waren bei jenen ersten Versuchen immer nur kleine Quantitäten Albumin benutzt worden und die Experimente geben keine rechte Vorstellung von der Energie der Fermentwirkung, welche in der That beim Milchsaft des Feigenbaumes einige Überraschung hervorruft. Endlich fehlen auch Angaben über die Verdauungsprodukte, ohne welche natürlich ebenfalls kein Vergleich mit anderen Enzymen möglich ist, und auch sonst sind noch zahlreiche Fragen unbeantwortet geblieben, welche sich aufdrängen.

Ich habe ganz besonders dem Milchsaft von Ficus Carica meine Aufmerksamkeit geschenkt, weil derselbe leichter in größerer Menge in frischem Zustande zu haben ist, als derjenige von Carica Papaya. Der aus den Tropen bezogene eingetrocknete oder mit Alkohol gefällte Milchsaft dieser letzteren Pflanze hat jedenfalls von seiner Wirkung beträchtlich eingebüßt.

Nachstehend theile ich die von mir angestellten Versuche mit:

1) Wittmack, Tageblatt der 52. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. 1879. p. 222. Über Wittmack's Priorität gegenüber Wurtz und Bouchut vgl. Sitzungsberichte naturf. Freunde zu Berlin, 21. März 1882.

2) Wurtz, vgl. weiter unten.



Milchsaft von Ficus Carica.

Der Milchsaft ist wie andere Milchsäfte eine Emulsion von saurer Reaktion (die jedoch durch den Geschmack nicht wahrnehmbar ist). Der Milchsaft besitzt ein eigenthümliches Arom, wie dieses allen Theilen des Feigenbaumes eigen ist. Es scheint, daß diese aromatische Substanz antiseptisch wirkt und den Milchsaft lange haltbar macht, was mir in der That auffiel. Mit Wasser ist der Milchsaft mischbar, die milchige Flüssigkeit geht milchig durch das Filter.

Die enzymatische Wirkung des Feigenmilchsaftes ist eine vierfache:

1) Peptonisirende in saurer Lösung,
2) Peptonisirende in alkalischer Lösung,
3) Diastatische,
4) Caseïnfällende.

1. Verdauungsversuche.

Die Versuche werden am besten mit Fibrin angestellt, welches nach der bekannten Weise in 0,2%iger Salzsäure zu einer glashellen Gallerte aufgequollen ist. Das Verdauungsgefäß stellt man in einen Wasserkessel und bringt die Temperatur auf 39—40°, auf welcher Höhe dieselbe nach dem Zufügen des Enzyms bis zur Beendigung des Versuches constant gehalten wird.

Versuche mit kleinen Flöckchen Fibrin im Reagensglas sind in solchen Fällen, wo man nicht nur minimale Mengen von Enzymen besitzt, sondern wie bei Milchsäften sich größere Mengen des Sekretes verschaffen kann, nicht zu empfehlen. Erstens hat man bei der Verwendung so kleiner Fibrinmengen keinen richtigen Eindruck von der Energie der Enzymwirkung. Zweitens hat man auch keine Garantie, daß das Flöckchen Fibrin während der von einigen Beobachtern oft tagelang ausgedehnten Versuche nicht durch Bakterienwirkung gelöst worden sei. Wenn dagegen gleich 20—100 g Fibrin und mehr in einigen Minuten verdaut werden, so ist jede Bakterienwirkung ausgeschlossen. Die Verdauungsversuche in saurer Lösung dürfen eigentlich nicht über 6—7 Stunden ausgedehnt werden, weil der Schluß auf das Vorhandensein eines Enzyms sonst wegen möglicher anderer Einwirkungen unsicher wird.[1]) Jedenfalls ist, falls nach 6—7stündiger Digestion mit einem vermuthlichen Enzym keine Verflüssigung des Fibrins eingetreten ist, das Resultat als negatives zu betrachten. Ein scheinbares oder thatsächliches Erweichen oder Durchsichtigerwerden des Fibrins beweist gar nichts. Aus derartigen zweifelhaften Resultaten Schlüsse zu ziehen, kann nur zu Irrthümern führen.

1) Aus diesem Grunde ist auch der von Bouchut (Comptes rendus XCI p. 67) mitgetheilte Verdauungsversuch mit dem Milchsaft von Ficus Carica nicht zu verwerthen, da zwar 90 g Fibrin verdaut, aber der Versuch auf die unglaubliche Zeit von 4 Wochen ausgedehnt wurde.



Die in den folgenden Versuchen angegebenen Gewichtsmengen beziehen sich auf das ausgewaschene und durch Auspressen vom Wasser befreite (noch nicht gequollene) Fibrin.

63,0 feuchtes Fibrin,
$1\frac{1}{2}$ Liter 0,2%ige Salzsäure.

Nach der vollendeten Quellung des Fibrins wurden 2 ccm Milchsaft von Ficus Carica zugesetzt. Temp. 40° C.

Die Fibringallerte war beim Beginn des Versuches so steif, daß ein Holzspatel darin aufrecht stehen blieb. Beim Durchrühren des Milchsaftes wurde die Masse fühlbar weicher und nach 10 Minuten war aus der steifen Fibringallerte eine vollständig dünnflüssige, wässerige Lösung entstanden. Die schnelle Wirkung ist außerordentlich überraschend, der Übergang des Fibrins in den gelösten Zustand ziemlich plötzlich. Die ersten Minuten scheinen ohne merkbare Wirkung deshalb zu verfließen, weil der Milchsaft von der Fibringallerte imbibirt werden muß. Hat erst einmal eine sichtbare Einwirkung des Enzyms begonnen, so geht die vollständige Verflüssigung rapide weiter, sodaß die Enzymwirkung in der That fast momentan zu sein scheint. Ich habe die Versuche mehrfach wiederholt und auch noch größere Mengen, z. B. 130,0 Fibrin durch 3 ccm Milchsaft (in 3 Litern 0,2%igem HCl) in 20—30 Minuten verflüssigt.

Zum Vergleich mit der Pepsinwirkung habe ich einige Versuche mit einer Pepsinglycerinlösung aus Schweinemagen angestellt.

125,0 feuchtes Fibrin,
3 Liter 0,2%ige Salzsäure.

Nach vollendeter Quellung und Erwärmung auf 40° Zusatz von 10 ccm Pepsinlösung. Vollständige Verflüssigung trat nach einer Minute ein.

Ein zweiter Versuch wurde in folgenden Mengenverhältnissen angestellt.

140,0 feuchtes Fibrin,
3 Liter 0,2%ige Salzsäure,
2,5 ccm Pepsinlösung.

In zwei Minuten war vollständige Verflüssigung eingetreten.

Die Wirkung des Feigen-Enzyms steht also der des Pepsins wenig nach. Es läßt sich übrigens in dieser Beziehung kein strenger wissenschaftlicher Vergleich ziehen, da man in keinem der beiden Fälle die Menge des reinen Enzyms kennt, und auch nicht weiß, ob die verdauende Kraft proportional der Menge des Enzyms zunimmt. Allein im großen Ganzen kann man wohl sagen, daß im Feigensaft ein Enzym von gleicher energischer Wirkung wie das Pepsin vorhanden sei.

Zur Untersuchung der Verdauungsprodukte wurde die mittels Feigenmilchsaft erhaltene Verdauungsflüssigkeit genau mit Natronlauge neutralisirt. Es entstand ein reichlicher Niederschlag, ein Gemenge von Anti- und Hemialbumose. Die von demselben abfiltrirte klare Flüssigkeit enthielt die Peptone, welche nach dem Eindampfen und Dialysiren mit Kali und Kupfer-

sulfat nachgewiesen wurden. Den etwas schwankenden Angaben über diese Reaction gegenüber möchte ich für die botanischen Leser darauf hinweisen, daß die charakteristische Peptonfärbung ein reines Purpurroth, nicht Violett ist.

Der durch Natronlauge erhaltene Niederschlag wurde mit 5 %iger Kochsalzlösung ausgekocht und durch die Reaction mit Salpetersäure die Hemialbumose nachgewiesen.

Die Antialbumose wurde ausgewaschen und nochmals mit 1 l 0,2 %iger Salzsäure und 2 ccm Feigenmilchsaft bei 40° digerirt.

47,0 feuchte Antialbumose,
1 Liter 0,2 %ige Salzsäure,
2 ccm Milchsaft.

Nach 36 Stunden waren 13,0 g Antialbumose verdaut, das Dialysat gab die Peptonreaktion.

Durch die Ausführung dieser Versuche stellte sich somit die große Übereinstimmung des Feigenenzymes mit dem Pepsin heraus. Die Verdauung in saurer Lösung, die gleichen Verdauungsprodukte deuten auf große Ähnlichkeit beider Enzyme. Dagegen besitzt das Feigenenzym zugleich das dem Pepsin fehlende Vermögen, auch in alkalischer Lösung Fibrin zu peptonisiren, und ist insofern mit dem Trypsin zu vergleichen.

Verdauungsversuch in alkalischer Lösung.

60,0 Fibrin,
1 Liter 2 %ige Natriumkarbonatlösung,
2,5 ccm Feigenmilchsaft.

Temp. 40°.

Nach Verlauf von 3 1/2 Stunden war völlige Verflüssigung eingetreten. Wie bekannt, verläuft auch die künstliche Verdauung mit Trypsin langsamer als die mit Pepsin; beim Feigenenzym macht sich ebenfalls die langsamere Wirkung in alkalischer Lösung bemerkbar.

Nach Kühne's grundlegenden Untersuchungen spaltet das Trypsin die Eiweißsubstanzen weiter als das Pepsin und es treten bei der Wirkung des ersteren schließlich u. a. Leucin und Tyrosin auf. Es war daher von Interesse, sich vom Vorhandensein oder Fehlen dieser Endprodukte nach vollendeter Reaktion mit dem Feigenenzym zu überzeugen. Die Verdauungsflüssigkeit wurde daher 72 Stunden bei 40° digerirt, dann eingedampft und nach der von Kühne angegebenen Methode [1]) Tyrosin darzustellen versucht. Es wurde jedoch weder Tyrosin in fester Form erhalten, noch konnte dasselbe durch die Piria'sche Reaktion nachgewiesen werden. Es ist noch hinzuzufügen, daß auch die schon vorher mit Bromwasser geprüfte Verdauungsflüssigkeit keine Reaktion gab, und scheint somit auch in alkalischer Lösung das Feigenenzym die Eiweißstoffe nicht weiter zu spalten, als in saurer.

---

1) Virchow's Archiv für patholog. Anatomie und Physiologie etc. Bd. 39 (1867). p. 147.



2. Milchgerinnung.

Wenn man 5—10 ccm Milch mit einigen Tropfen Feigenmilchsaft über der Gasflamme zum Kochen erhitzt, so gerinnt die Milch plötzlich und der Käse scheidet sich als fester zusammenhängender Klumpen ab. Die darüber stehende Flüssigkeit reagirt neutral. Das Auffallende bei diesem einfachen Versuche ist, daß trotz der in einem Reagensglase mit wenigen ccm Flüssigkeit sehr schnell zum Siedepunkt steigenden Temperatur das Enzym nicht unwirksam wird. Dies geschieht sogar nicht, wenn man den Milchsaft vor dem Vermischen mit Milch allein eine Minute kocht. Bei längerem Kochen wird das Enzym jedoch unwirksam.

Eine constante Gerinnungstemperatur läßt sich nicht angeben. Milchsaft verschiedener Jahre und von verschiedenen Pflanzen verhielt sich ungleich. Die Gerinnungstemperatur schwankte zwischen 40 und 50° C., Gerinnung trat aber bei einem Milchsaft auch stets bei gewöhnlicher Temperatur von 18° ein. Bei einem anderen verlief dagegen der Versuch bei 18° wie folgt. $^1/_4$ l Milch mit 8 Tropfen Feigenmilchsaft versetzt war nach 16 Stunden unverändert, nach weiteren 10 Stunden war eine beginnende schwache Coagulation bemerkbar, allein die Milch war im Übrigen flüssig. Beim Aufkochen einer Probe trat sofort Gerinnung ein. Der Säuregehalt des Feigenmilchsaftes ist so gering, daß dessen Mitwirkung bei der Gerinnung ganz ausgeschlossen ist. Doch wurden auch Versuche mit neutralem und schwach alkalischem Milchsaft mit vollständigem Erfolge angestellt. Ein größerer Überschuß von Alkali verhindert die Gerinnung, wie dies übrigens beim Labenzym von Hammersten auch beobachtet wurde. Der nach der Fällung des Käses durch Feigenmilchsaft in der darüber stehenden Flüssigkeit gelöst bleibende Eiweißkörper giebt mit Alkali und Kupfer eine rosa Färbung wie die Peptone.

3. Diastatische Wirkung.

Als letzte Enzymwirkung des Feigenmilchsaftes ist die diastatische anzuführen, welche durch Einwirkung desselben auf gekochte Stärke und auf Glycogen nachgewiesen wurde.

Zunächst wurde das Verhalten des reinen Milchsaftes zu alkalischer Kupferlösung geprüft. Es findet bei der Behandlung mit dem genannten Reagenz keine Reduktion statt. Der Milchsaft coagulirt, wobei eine starke Gelbfärbung des Coagulums eintritt, es ist also im Milchsaft selbst keine reduzirende Zuckerart vorhanden.

Versuche.

I. 25 ccm. 1%ige Stärkelösung,
15 Tropfen Milchsaft.

II. 25 ccm 2%ige Glycogenlösung,
15 Tropfen Milchsaft.

Nach einer 4stündigen Digestion bei 40° waren sowohl Stärke als

Glycogen zum Theil in Zucker umgewandelt. Beide Lösungen gaben beim Kochen mit alkalischer Kupferlösung auch in der Kälte eine starke Reduktion.

Ein dritter Versuch wurde in saurer Lösung angestellt.

III. 20 ccm 1 %ige Stärkelösung,
10 ccm 0,1 %ige Salzsäure,
15 Tropfen Milchsaft.

Nach der Digestion trat auch in diesem Falle eine starke Reduktion des Kupfers ein, die diastatische Wirkung erfolgt also auch in saurer Lösung, was für andere diastatische Enzyme von Detmer nachgewiesen wurde.

Angesichts der Resultate, daß einerseits beim einfachen Aufkochen des Milchsaftes mit Milch das Enzym trotz der schnell steigenden Temperatur nicht zerstört wird, andererseits nach längerem Kochen des Milchsaftes allein das Enzym unwirksam wird, habe ich wenigstens noch einen constanten Temperaturgrad bestimmt, bei welchem die Enzyme unwirksam werden. Bei 65° findet eine Zerstörung der Enzyme statt. Die Dauer der Digestion des Milchsaftes bei 65° dauerte zwei Stunden und waren die Resultate der mit dem digerirten Milchsaft angestellten Versuche folgende:

I. Auf Milch wirkt der Milchsaft nicht mehr gerinnend.

II. Peptonisirende Wirkung in saurer Lösung trat nicht mehr ein. (30,0 Fibrin, 1 1/2 l HCl, 3 ccm digerirter Milchsaft; nach 20 Minuten keine Einwirkung.)

III. Peptonisirende Wirkung in alkalischer Lösung trat nicht mehr ein. (30,0 Fibrin, 1 l 2 %ige Sodalösung, 2 ccm Milchsaft; nach 4 Stunden keine Einwirkung.)

IV. Diastatische Wirkung war noch erhalten. (20 ccm 1 %ige Stärkelösung mit 1 ccm digerirtem Milchsaft. Beim Kochen mit alkalischer Kupferlösung starke Reduktion.)

Eine genaue Bestimmung der Grenztemperatur, bei welcher die verschiedenen Enzyme zerstört werden, unterblieb, da die Milchsaftmenge noch für andere Versuche ausreichen sollte.

Versuche mit gefälltem Milchsaft.

Fällt man Feigenmilchsaft mit absolutem Alkohol, so erhält man ein weißes Präcipitat, welches erst nach längerer Zeit, unter dem Exsiccator gehalten, eine bräunliche Farbe annimmt und eine weiche, harzartige Consistenz besitzt. Mit Wasser angerieben erhält man wieder eine dem Milchsaft ähnliche Flüssigkeit, die nur nicht so gut emulgirt ist, wie der natürliche Milchsaft.

Dieser künstliche Milchsaft bewirkt, wie der frische, Milchgerinnung, doch ist eine merklich längere Zeit bis zum Eintreten der Wirkung erforderlich. Ebenso wirkt auch der gefällte Milchsaft noch stark diastatisch. Dagegen konnte weder in alkalischer, noch in saurer Lösung mit dem gefällten Milchsaft eine Verdauung des Fibrins erzielt werden.

Diese Versuche, sowie die vorigen, erschienen mir als Beitrag zur Lösung der Frage nach der Anzahl der Enzyme im Feigenmilchsaft brauchbar zu sein.

Es ist wohl kaum anzunehmen, daß in dem frischen Milchsaft nur ein einziges Enzym von vierfacher Wirkungsweise vorhanden sei. Jedenfalls durfte man a priori das Vorhandensein wenigstens zweier, eines diastatischen und eines, welches milchgerinnend und eiweißverdauend wirkt, annehmen. Diese Annahme bestätigen die Digestionsversuche des Milchsaftes. Nach der Digestion findet weder Milchgerinnung noch Verdauung des Fibrins statt, dagegen noch Zuckerbildung aus Stärke, was für zwei Enzyme von verschiedener Empfindlichkeit gegen eine Temperatur von 65° C. spricht.

Durch Fällen mit absolutem Alkohol dagegen wurde nur die verdauende Wirkung des Milchsaftes vernichtet, die diastatische und Milchgerinnung bewirkende dagegen nicht.

Aus diesen beiden Versuchsreihen ergäben sich also drei Enzyme:

1) ein peptonisirendes,
2) ein labähnliches,
3) ein diastatisches.

Immerhin wäre es möglich, daß wegen der verdauenden Wirkung des Milchsaftes in saurer und alkalischer Lösung doch 2 peptonisirende Enzyme, ein peptisches und ein tryptisches, vorhanden wären.

Wie bekannt, wird das thierische Pepsin durch Alkali zerstört, das Trypsin durch Säure, und dies Verhalten ist benutzt worden, diese beiden Enzyme nebeneinander nachzuweisen. Es ist aber auch im Allgemeinen diese Methode zur Erkennung peptischer und tryptischer Enzyme nebeneinander zu verwerthen. Ich schlug daher auch diesen Weg ein, um zu entscheiden, ob zwei verschiedene peptonisirende Enzyme, oder nur ein einziges, welches sowohl in alkalischer als saurer Lösung wirkt, vorhanden seien.

Es wurden daher zwei Portionen Milchsaft einmal mit 0,4%iger Salzsäure (I) und einmal mit 2%iger Natriumkarbonatlösung (II) 2 Tage lang bei 40° digerirt.

Waren zwei Enzyme, ein peptisches und ein tryptisches, im Milchsaft vorhanden, so mußten nach der Digestion in I das tryptische, in II das peptische zerstört sein. I mußte in saurer Lösung noch wirksam sein, in alkalischer unwirksam, II dagegen umgekehrt in alkalischer wirksam, in saurer (nach der Überneutralisation des Gemisches) unwirksam.

Versuche.

I. Mit Milchsaft, welcher mit HCl digerirt war.

40,0 Fibrin,
1 Liter 0,2%ige HCl,
5 ccm Milchsaftgemisch.

Temp. 40°.

Nach 10 Minuten keine Einwirkung, nach 9 Stunden noch keine Einwirkung.

40,0 Fibrin,
1 Liter 2% ige Na_2CO_3-Lösung,
5 ccm neutralisirtes Milchsaftgemisch.

Nach 8 Stunden keine Einwirkung, nach weiteren 12 Stunden keine Veränderung.

Durch Digestion mit HCl ist jede verdauende Wirkung des Milchsaftes zerstört.

II. Mit Milchsaft, welcher mit Na_2CO_3 digerirt war.

40,0 Fibrin,
1 1/2 Liter 0,2% ige HCl,
6 ccm neutralisirtes Milchsaftgemisch.

Nach 20 Minuten starke Einwirkung, nach 1 1/2 Stunden vollständige Verflüssigung eingetreten.

30,0 Fibrin,
1 Liter 2% ige Na_2CO_3-Lösung,
7 ccm Milchsaftgemisch.

Nach 4 Stunden zwar eine merkliche Einwirkung, aber keine vollständige Verdauung.

Durch Digestion mit Alkali ist die verdauende Wirkung des Milchsaftes nicht zerstört worden, wenn auch etwas geschwächt.

Diese Versuche sprechen also für das Vorhandensein nur eines Enzymes, welches sowohl in saurer als alkalischer Lösung verdauend wirkt. Wären zwei verschiedene Enzyme vorhanden, von denen eines die Verdauung in saurer Lösung, das andere die in alkalischer bewirkt, so wäre nicht einzusehen, weshalb der mit 0,4% iger HCl digerirte Milchsaft unwirksam geworden sei, da die Temperatur von 40° allein nicht die Ursache ist.

So hätte man sich für drei Enzyme im Feigenmilchsaft zu entscheiden.[1])

---

1) Bekanntlich sind alle Organe des Feigenbaumes mit Milchsaft versehen, also auch die Früchte. Wenn auch bei vollständiger Reife der Milchsaft verschwindet oder sich verändert, so scheint es doch möglich, daß in getrockneten Feigen noch Enzym vorhanden sei. Das ist in der That häufig der Fall, und wenn dies auch kein physiologisches Interesse hat, möge eine Anmerkung darüber hier Platz finden.

160,0 Kranzfeigen wurden mit 160,0 Wasser kalt extrahirt. Mit dem nach 24 Stunden abfiltrirten Extrakt wurden einige Versuche angestellt. Auf Milch äußerte derselbe nur schwache Wirkung, dagegen wurden 50,0 Fibrin in saurer Lösung von 30,0 des Feigenextraktes in 4 Stunden vollständig verdaut. In alkalischer Lösung war das Feigenextrakt unwirksam.

Die Resultate mit getrockneten Feigen sind freilich ungleiche. Selbstverständlich ist der Gehalt an wirksamem Enzym abhängig von der Behandlung der Feigen beim Trocknen, welche wohl sehr verschieden sein mag. Bei einem zweiten Versuche mit

Milchsaft von Carica Papaya.

Über die enzymatischen Wirkungen dieses Milchsaftes liegen zahlreireichere Versuche vor, welche, nachdem die Publikationen Wittmack's erschienen waren, von verschiedenen Beobachtern, namentlich von Wurtz und Bouchut wiederholt und ausgedehnt wurden.[1]) Wurtz suchte das Enzym durch Fällen mit Alkohol zu isoliren und nannte das erhaltene Präparat Papaïn, welches natürlich nur insoweit als reines Enzym bezeichnet werden kann, als es die Hauptmenge des Enzyms mit enthält. Bald erschienen derartige Papaïn- oder Papayotinpräparate im Handel und wurden in medizinischen Kreisen zu therapeutischen Zwecken benutzt und geprüft.[2])

Über die Wirkungen des frischen Milchsaftes erlauben die Versuche mit Papaïnpräparaten nur ein bedingtes Urtheil, denn ohne Zweifel wird das Enzym durch die Fällung mit Alkohol in seiner Wirksamkeit geschwächt, was man aus dem gleichen Verhalten des Pepsins und des Feigenenzyms schließen darf. Leider ist der frische Milchsaft der Carica Papaya nur sehr selten zu bekommen und ich habe mich auch damit begnügen müssen, außer mit käuflichem Papayotin mit getrocknetem Milchsaft einige Versuche anzustellen, welchen letzteren Herr Dr. Schimper die Freundlichkeit hatte, von seiner Tropenreise mitzubringen.

Von käuflichen Papayotinpräparaten verwendete ich ein von Gehe bezogenes. Dasselbe wirkte auf Milch gerinnend beim Aufkochen. Die Gerinnungstemperatur liegt bei 45°. Diastatische Wirkung war sehr schwach und auch das peptonisirende Vermögen nicht sehr stark.

Ein Verdauungsversuch verlief folgendermaßen:

70,0 Fibrin,
2 Liter 0,2%ige HCl,
0,05 in 15 ccm Wasser gelöstes Papayotin.

Nach 5 Minuten war keine Einwirkung bemerkbar, weshalb noch 0,5 g Papayotin zugesetzt wurden. Die Einwirkung war jedoch auch jetzt noch langsam und erst über Nacht (also in höchstens 12 Stunden) bei 40° alles Fibrin verdaut. In alkalischer Lösung war die Wirkung noch schwächer. Diese Resultate stehen ebenso wie die von Wurtz und Anderen erhaltenen weit hinter der Wirkung des frischen Feigenmilchsaftes zurück, und es läßt

anderen Kranzfeigen wurden 80,0 Fibrin erst in 7 Stunden verdaut, bei einer dritten Sorte war die Wirkung noch schwächer. In allen Fällen war aber das Vorhandensein von Enzym konstatirt.

1) Wurtz et Bouchut, Sur le ferment digestif du Carica papaya. Comptes rendus Bd. 89 (1879).

Wurtz, Sur la Papaïn. Comptes rendus Bd 90 (1880).

2) Rossbach, Physiologische Wirkungen des Papayotin und Papaïn. Zeitschrift für klin. Medizin Bd. VI.

sich wohl erwarten, daß auch die enzymatische Wirkung des frischen Carica Papaya-Saftes eine ganz andere sein wird, als die der Papaïnpräparate.

Rossbach hat schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Papayotinpräparate des Handels von verschiedener, oft von gar keiner Wirkung seien, was wie gesagt sicherlich der Darstellungsmethode zuzuschreiben ist.

Der eingetrocknete Milchsaft, welchen ich von Herrn Dr. Schimper erhalten hatte, bestand aus trockenen, brüchigen Stücken von schwach gelblicher Farbe, die sich zu einem feinen Pulver verreiben ließen. Durch Anreiben desselben mit destillirtem Wasser erhält man eine milchsaftähnliche Emulsion von saurer Reaktion.

Verdauungsversuche.

50,0 feuchtes Fibrin,
2 Liter 0,2 %ige HCl,
1,0 trockener, mit Wasser angeriebener Milchsaft.

Nach 1 Stunde 10 Minuten war die Mischung dünnflüssig.

50,0 g Fibrin,
2 Liter 2 %ige Na_2CO_3-Lösung,
1,0 g trockener, mit Wasser verriebener Milchsaft.

Nach 6 Stunden war bis auf einen kleinen Rest das Fibrin gelöst. Dieser Rest war nach 12 Stunden ebenfalls gelöst.

Milchgerinnung.

0,5 g trockener Milchsaft wurde mit 6 ccm Wasser angerieben. Davon wurden 4—5 Tropfen zu 10 ccm Milch gesetzt und im Reagenzglas zum Kochen erhitzt, es trat sofort Gerinnung ein.

150 ccm Milch wurden mit 1 ccm Milchsaft (aus 0,5 g trockenem Milchsaft und 6 ccm Wasser dargestellt) versetzt und bei gewöhnlicher Zimmertemperatur stehen gelassen. Nach 6 Stunden war keine Coagulation eingetreten, auch nach weiteren 12 Stunden nicht. Beim Kochen einer Probe trat sofort Gerinnung ein.

Zur Bestimmung der Gerinnungstemperatur wurden zu 30 ccm Milch 6 Tropfen künstlichen Milchsaftes (aus 0,5 + 6 ccm Wasser) gefügt. Bei 32° schieden sich wenige Flocken Gerinnsels ab, doch trat erst zwischen 60 und 62° vollständige Käsebildung ein.

Der aus einer wässerigen Lösung mit 96 %igem Alkohol gefällte Milchsaft wirkte nicht ganz so energisch wie der ursprüngliche, getrocknete.

30,0 g Fibrin wurden in saurer Lösung von 0,5 g gefälltem Milchsaft in 6 Stunden verdaut.

Auf Milch wirkten Spuren des gefällten Saftes anscheinend nicht schwächer als die ursprüngliche Substanz.

Die Auffindung dieser Enzyme, namentlich der peptonisirenden, war deshalb von ganz besonderem Interesse, weil sie sich gerade in den Milchröhren fanden, in Organen, deren Bedeutung für den pflanzlichen Stoffwechsel noch immer eine räthselhafte ist.

Wittmack glaubte, daß die enzymatischen Wirkungen der Milchsäfte von Carica und Ficus die Lösung der Frage andeuteten, und äußerte im Anschluß an seine Mittheilungen (Tageblatt d. Naturf. Versamml. 1879):

»Es liegt nahe zu vermuthen, daß mehr oder weniger allen Milchsäften diese pepsinartige Wirkung zukomme, und daß sie vielleicht somit eine große Rolle bei der Ernährung der Pflanzen spielen, indem sie die Eiweißstoffe löslich und transportirbar machen.«

Dieser weitgehenden Schlußfolgerung stand von vornherein das Bedenken entgegen, daß mit Milchsaftgefäßen nur eine relativ kleine Anzahl aller Pflanzen ausgerüstet ist, und zwar nicht blos diejenigen, welche auf der höchsten Stufe phylogenetischer Entwickelung stehen. Es war ja aber immerhin möglich, daß die mit Milchsaftröhren ausgerüsteten Pflanzen in ähnlicher Weise wie auch die Insektivoren sich eines besonderen Vortheiles durch ihre Organisation den anderen Pflanzen gegenüber zu erfreuen hätten.

Um zur Lösung dieser Frage beizutragen, habe ich noch eine Anzahl anderer Milchsäfte auf Enzyme untersucht, kann aber die beiden Vermuthungen Wittmack's nicht bestätigen. Es finden sich, wie es scheint, nur in einigen Milchsäften peptonisirende Enzyme, und gerade bei manchen exquisiten Milchsaftpflanzen, z. B. bei Euphorbiaceen, konnte ich dieselben nicht entdecken.

Euphorbia Myrsinites und tropische Euphorbiaceen lieferten einen Milchsaft, der in keiner Weise eine peptonisirende Wirkung auf Fibrin äußerte, auch die diastatische Wirkung war so gering, daß ich darauf kein Gewicht legen möchte. Milch gerann nicht beim Kochen mit den Milchsäften verschiedener Euphorbiaceen.

Außerdem untersuchte ich die Milchsäfte von Chelidonium majus, von Scorzonera und Taraxacum, ohne auch nur die Andeutung einer Enzymwirkung zu finden. Der Milchsaft von Papaver somniferum zeigte dieselbe so wenig, wie ein wässeriges oder mit Glycerin bereitetes Extrakt von Opium. Es scheinen sogar bei Repräsentanten derselben Familie die Milchsäfte in sehr verschiedener Weise mit Enzymen versehen zu sein, da ich schon früher mit Ficus elastica ein negatives Resultat erhielt.[1])

Ein allgemeines Vorkommen peptonisirender Enzyme in den Milchsäften ist also nicht nachzuweisen, und die Annahme Wittmack's über die Bedeutung der Milchsaftgefäße nicht annehmbar. Aber auch dort, wo sich die Enzyme in den Milchsäften finden, glaube ich nicht, ihnen eine Bedeutung im Wittmack'schen Sinne zuschreiben zu dürfen. Wenn die Milchröh-

1) Hansen, Sitzungsberichte d. physikal. medicin. Soc. z. Erlangen 1880.



ren Leitungssysteme für peptonisirte Eiweißstoffe wären, so müßte man in ihnen vor Allem Peptone in nachweisbarer Menge finden. Der Milchsaft von Ficus aber z. B. giebt gar keine Peptonreaktion, trotzdem er ein so energisch wirkendes peptonisirendes Enzym enthält.

Demnach läßt sich über eine physiologische Bedeutung der Enzyme in den Milchsäften heute nichts Endgültiges sagen. Es sprechen sogar manche Überlegungen vielmehr gegen eine solche Bedeutung für die Ernährung. Bei den Thieren, wo die Eiweißverdauung bedeutende Quantitäten zu bewältigen hat, ist die Secretion von Pepsin im Magen begreiflich, bei den Pflanzen, deren ganzer Eiweißgehalt dagegen nicht einmal sehr groß ist, wäre das Vorkommen von Enzymen, welche ganze Kilogramme Eiweiß verdauen, doch etwas sehr auffallendes. Wenn man überhaupt das bloße Vorhandensein von peptonisirenden Enzymen zur Erklärung benutzt, wie will man da das labähnliche Enzym erklären. Wozu sollte das der Pflanze wohl nützen?

Ich glaube daher, daß das Vorkommen der Enzyme in den Milchsäften nur ein zufälliges ist und in keiner anderen Beziehung zu den Ernährungsvorgängen der Pflanze steht, als daß sie Endprodukte des Stoffwechsels sind. Diese Annahme erscheint berechtigt, da auch bei den Thieren ein Vorkommen von Enzymen mehrfach nachgewiesen ist, die notorisch für das Thier nutzlos sind.[1])

Wenn man die festgestellten Thatsachen für die Lösung der Frage benutzen will, ob die Milchröhren Transportwege oder Excretbehälter sind, denn darum kann es sich ja nur handeln, so sprechen die chemischen Verhältnisse für die Entscheidung in letzterem Sinne. Die Menge der Nährsubstanzen, der Eiweißstoffe und Kohlehydrate tritt zurück gegen die Menge der Substanzen, welche zweifellos als Endprodukte des Stoffwechsels anzusprechen sind. Auch die Enzyme in den Milchsäften betrachte ich als solche. Ihre Wirkungen außerhalb des Pflanzenkörpers beweisen nichts für ihre Verwendung im Stoffwechsel. Man könnte sonst auch den Alkaloiden, welche auf andere Organismen die weitgehendsten physiologischen Wirkungen ausüben, eine besondere Funktion in der Pflanze zuschreiben. Die anatomischen Verhältnisse können über die Bedeutung der Milchröhren wenig aussagen, und wenn von Einigen als beweisend für ihre Funktion als Leitungen für plastische Stoffe angesehen wird, daß sie sich bis an die Orte der Organbildung erstrecken, so ist dem zu entgegnen, daß man aus dem Verlauf eines Röhrensystems nicht schließen kann, ob Stoffe zu- oder abgeleitet werden. Sie können ebensogut dazu dienen, bei der Organbildung entstehende Nebenprodukte abzuleiten. Eine wunderliche von de Vries ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung der Milchröhren kann

1) Krukenberg, Versuche zur vergl. Physiologie der Verdauung. Unters. a. d. phys. Institut zu Heidelberg Bd. I.

man kaum in die Discussion hineinziehen. Die Meinung DE VRIES' geht dahin, daß der Milchsaft, weil er an der Luft erhärtet, dazu vorhanden sei, Wunden, welche an den Pflanzen durch äußere Ursachen entstehen, zu verkleben, aber ebensogut könnte man behaupten, das Blut der Thiere sei eigentlich dazu da, Wunden zu verkleben, da es beim Austritt aus den Gefäßen auch gerinnt. Außerdem weiß Jeder, der sich mit Cultur von Euphorbien beschäftigt, daß die Cultur gerade wegen der Empfindlichkeit dieser Pflanzen gegen Verletzung Vorsicht erfordert. Bekanntlich vertragen Euphorbien schwer das Versetzen wegen der dabei nicht zu umgehenden Verwundungen, was ganz gegen DE VRIES' Ansicht spricht.

Es liegen nun noch mehrere Angaben über das Vorkommen von peptonisirenden Enzymen vor. Einmal die Untersuchung von KRUKENBERG[1]) über Aethalium septicum und ferner die Angaben von GORUP-BESANEZ und WILL über peptonisirende Enzyme in verschiedenen Pflanzensamen, welche letztere schon vor der Entdeckung der Enzyme bei den Insektivoren publicirt wurden. Nach den ausführlichen Angaben KRUKENBERG's ist es unnöthig, einige bestätigende Versuche, welche ich mit Aethalium ausführte, hier mitzutheilen. Ein vollständig negatives Resultat erhielt ich jedoch bei Wiederholung der Versuche von GORUP und WILL und bin nach mehrfacher Wiederholung derselben zu der Überzeugung gelangt, daß es sich um einen Irrthum handelt.

Das erste von GORUP und WILL nach deren Angaben dargestellte peptonisirende Enzym war das aus den Wickensamen.[2])

Bei den ganz entgegengesetzten Resultaten, welche ich erhalten habe, citire ich die Angaben GORUP's über die Darstellungsmethode und die Versuche mit dem erhaltenen Produkt wörtlich, da ich mich häufig auf dieselben beziehen muß.

GORUP giebt an:

»Die fein gestoßenen Wickensamen wurden mit Alkohol von 96 % übergossen, 48 Stunden lang stehen gelassen, sodann vom Alkohol abfiltrirt und bei gelinder Wärme getrocknet. Nachdem sie trocken geworden, wurden sie mit syrupdickem Glycerin tüchtig durchgearbeitet und das Glycerin 36 bis 48 Stunden lang einwirken gelassen. Nach Verlauf dieser Zeit wurde der Glycerinauszug colirt, was sehr gut und rasch von statten ging, der Rückstand gelinde ausgepreßt, die erhaltenen Flüssigkeiten vereinigt, abermals colirt und nun die Lösung tropfenweise in ein in hohem Cylinder befindliches Gemisch von 8 Theilen Alkohol und 1 Theil Äther eingetragen. Jeder einfallende Tropfen bildete sofort einen Ring, welcher sich beim Passiren der Alkoholätherschicht allmählich trübte und in Gestalt eines flockigen Niederschlages zu Boden setzte. Der Niederschlag wurde 2 bis

1) KRUKENBERG, Über ein peptisches Enzym im Plasmodium der Myxomyceten. Unters. a. d. physiol. Institut zu Heidelberg Bd. II.

2) v. GORUP-BESANEZ, Über das Vorkommen eines diastatischen und peptonisirenden Fermentes in den Wickensamen. Berichte d. deutschen chem. Ges. VII. 1874, p. 1478.

3 Tage unter Alkohol liegen gelassen, wobei er immer dichter und harziger wurde, sodann abfiltrirt und zur weiteren Reinigung, nachdem er mit Alkohol ausgewaschen war, abermals mit Glycerin behandelt. Der größte Theil desselben löste sich; das in Glycerin Unlösliche zeigte alle Reaktionen der Eiweißkörper. Aus der Glycerinlösung wurde das Ferment nun abermals nach dem oben beschriebenen Verfahren, wobei sich dieselben Erscheinungen zeigten, gefällt und in Gestalt eines schönen weißen, körnigen Niederschlages erhalten, welcher sich auf dem Filter bald grau färbte und beim Trocknen sich in eine hornartige, durchscheinende Masse verwandelte. Das so erhaltene Ferment war stickstoff- und schwefelhaltig und hinterließ beim Verbrennen ziemlich viel Asche. Es löst sich in Glycerin und Wasser.«

Die Methode zu wiederholen, bietet, wie man sieht, keine Schwierigkeiten, ich habe mich genau an den Wortlaut von Gorup's Angabe gehalten. Derselbe stimmt jedoch nicht genau mit den Erfahrungen überein, welche eine Wiederholung ergaben.

Die Glycerinauszüge lassen sich nicht so rasch und leicht coliren, wie Gorup angiebt, wenn man nicht unverhältnißmäßig große Mengen Glycerin nehmen will.[1]) Die gepulverten Wickensamen saugen bei 36—48stündigem Stehen das Glycerin auf und bilden damit einen steifen Brei, von dem das Glycerin nicht ohne Weiteres schnell abläuft. Beim »gelinden Auspressen« gehen, wie ganz selbstverständlich ist, beträchtliche Mengen Stärke durch das Colatorium hindurch. Es ist daher gar nicht möglich, durch ein Coliren unter Auspressen eine klare Glycerinlösung, welche man sofort fällen kann, zu erhalten. Zum Absetzenlassen der Stärke ist ein längeres Stehenlassen in einem hohen Cylinder nöthig, Die Mittheilung Gorup's über die Methode ist also keineswegs sehr genau. Im Übrigen verliefen die Fällungen so, wie er angegeben hat, und das von mir erhaltene Produkt stimmte in den Eigenschaften mit dem seinigen überein, nur hatte es keine peptische Wirkung.

Gorup hat die Verdauungsversuche mit kleinen Fibrinflöckchen und Würfelchen von gekochtem Hühnereiweiß bei gewöhnlicher Temperatur angestellt[2]) und ich habe daher bei der Nachuntersuchung zunächst dieselben Bedingungen eingehalten.

Ich habe die Versuche sowohl mit dem einmal gefällten angeblichen Enzyme als auch mit der nach Gorup's Angaben gereinigten Substanz angestellt, aber ohne jeden Erfolg.

Fibrinflöckchen in saurer Lösung (0,2% HCl) mit einer Lösung des Produktes aus Wicken versetzt, blieben nach 16—48 Stunden ungelöst.

---

1) Ein Mengenverhältniß von Wicken und Glycerin ist von Gorup gar nicht angegeben.

2) Nur ein Versuch wurde mit etwa 300 Gramm gequollenem Fibrin angestellt, was aber gar keinen Anhalt für die Menge von Fibrin giebt. Außerdem ist bei diesem Versuch gar nicht angegeben, ob sich alles oder wieviel sich gelöst habe. Berichte der deutsch. chem. Ges. VIII. 1875. p. 1512.

Zur Controlle wurden gleiche Portionen Fibrin (*I*) mit dem angeblichen Enzym und (*II*) mit 15 Tropfen Pepsinglycerin bei gewöhnlicher Temperatur hingestellt. Nach 3 Stunden war das Fibrin durch Pepsin völlig gelöst. *I* war dagegen unverändert und blieb es auch.

Auch ein Verdauungsversuch bei 40° mit 30,0 Fibrin und dem direkten Glycerinextrakt aus Wicken, sowie gleiche Versuche mit neu dargestellter Substanz verliefen negativ. Ein drittes Mal wurde versucht, das Enzym aus gekeimten Wicken herzustellen, ebenfalls ohne Resultat. Es wurden jedesmal $1/2$ kg Wickensamen verarbeitet, so daß also die Mengen hinreichend sein mußten, wenn überhaupt an der Sache etwas war.

Eine diastatische Wirkung auf Stärkekleister konnte ich mit dem nach Gorup's Angaben gefällten Körper dagegen nachweisen; es ist dies wenigstens ein Beweis, daß die Methode richtig ausgeführt ist, was mir persönlich natürlich nicht zweifelhaft war.

Nach diesen Mißerfolgen mußten nun allerdings die späteren Angaben von Will über ein peptonisirendes Enzym in Hanf- und Leinsamen, Untersuchungen, welche ebenfalls unter Gorup's Leitung angestellt sind, sehr problematisch erscheinen.[1]

In den citirten Arbeiten ist über die Darstellungsweise nur sehr oberflächlich berichtet. Es ist nur angegeben, daß ebenso wie bei der Herstellung des Wickenferments verfahren wurde. Das liest sich nun freilich sehr leicht. Aber die Methode ist wenigstens auf Leinsamen gar nicht anwendbar, und es ist nach Will's Angaben ganz unmöglich, einen Glycerinauszug aus Leinsamen herzustellen. Gepulverter und 36 Stunden mit Alkohol behandelter Leinsamen giebt mit Glycerin einen Schleim, welcher ein Coliren absolut unmöglich macht.

Die Angaben über ein peptonisirendes Enzym in der Gerste sind so zweifelhaft und unsicher, daß man sich wundern muß, dieselben als sichere Thatsachen in physiologischen Hand- und Lehrbüchern aufgeführt zu finden. Der ganze Bericht über die Versuche Will's beschränkt sich auf Folgendes:

»Zu den Versuchen mit gekeimter Gerste wurde gelbes Darrmalz und Luftmalz verwendet. Die Glycerinauszüge beider gaben mit ätherhaltigem Alkohol flockige Niederschläge, deren Lösungen kräftige diastatische Wirkungen äußerten, unzweifelhaft peptonisirend wirkte aber sonderbarer Weise nur die von dem Darrmalz stammende Lösung, während jene aus Luftmalz auf gequollenes Fibrin so ungemein schwache Wirkung äußert, daß ich die erlangten Resultate als positiv zu bezeichnen Anstand nehme.«

Ich habe weder aus käuflichem Darrmalz noch aus gekeimter Gerste, welche auch Will bei dieser Frage von einiger Wichtigkeit hätte selbst herstellen müssen, kein peptonisirendes Enzym darstellen können.

Aus Samen von Cannabis sativa soll man ebenfalls nach der Gorup'schen

1) v. Gorup-Besanez, Berichte d. deutsch. chem. Ges. VIII. 1875. p. 1513.



Methode ein peptonisirendes Enzym herstellen können, was ich ebenfalls bestimmt in Abrede stellen muß.

Das Vorhandensein von peptonisirenden Enzymen, die merkwürdiger Weise von den genannten Autoren gerade in stärke- und fetthaltigen und noch dazu in ruhenden Samen gefunden sein sollen, erscheint mir nach alledem als Irrthum, der einem Mangel an hinreichend fortgesetzter Beschäftigung mit dem Gegenstande entsprungen ist

Es ist nicht zu leugnen, daß der von Gorup berichtete Verdauungsversuch, den er mit seinem Wickenferment angestellt hat (l. c. p. 1479), durchaus nicht vertrauenerweckend ist. Er sagt: »Nach 1—2 Stunden war der größte Theil gelöst«, und fügt hinzu: »daß bei derartigen Peptonisirungsversuchen ein Theil der Eiweißkörper größere Resistenz zeigt, ist bekannt.«

Das ist unrichtig, es wird beim Vorhandensein eines wirksamen Enzyms alles Fibrin bei derartigen Versuchen gelöst (nur anhaftendes Fett bleibt ungelöst) und es kann nur Mißtrauen erwecken, daß von der anscheinend nur geringen Menge Fibrin nur ein Theil gelöst wurde (wie viel Gorup verwendet, ist nicht angegeben, doch scheint die Menge nur klein gewesen zu sein, da nur ein Paar Tropfen Fermentlösung zugesetzt wurden). Über aus Hanf- und Leinsamen von Will dargestellte Enzyme wird berichtet: »Nach 2—3stündiger Einwirkung einer wässerigen Fermentlösung auf durch Salzsäure von 0,2 % zu Gallerte gequollenes Fibrin war ein Theil des letzteren verflüssigt.«

Das Resultat, welches Gorup bei der Einwirkung seines Wickenfermentes auf Hühnereiweiß erhielt, kann ebenfalls nur bei gänzlichem Mangel an Sachkenntniß für positiv gehalten werden. Es heißt (Ber. VIII, p. 1511): »Nach 24stündiger, noch deutlicher aber nach 48stündiger Einwirkung zeigten sich die Kanten der Eiweißwürfelchen durchscheinend und angegriffen, und gab das Filtrat sämmtliche Peptonreactionen mit großer Schärfe.« Das Durchscheinendwerden beweist gar nichts, ebensowenig das Durchsichtigerwerden von Fibrin, welches Gorup immer als Beginn der Enzymwirkung deutet. Wenn man in 0,2 % HCl gequollenes Fibrin in reines destillirtes Wasser legt, so erscheint es auch durchsichtiger als vorher. Ob auf die Peptonreaktionen, welche Gorup notirt, Gewicht zu legen ist, ist deshalb fraglich, weil ihm die Biuretreaktion anscheinend doch ganz neu war. (Vgl. l. c. VIII, p. 1511.)

Es ist immer unangenehm, negative Resultate berichten zu müssen, und in diesem Falle ist es das noch besonders, da Gorup leider nicht mehr unter den Lebenden weilt, aber ich glaube, die technischen Anforderungen zur Wiederholung der Versuche sind so gering, daß ich den Besitz der Vorbedingungen nicht erst zu versichern brauche.

Das Vorkommen peptonisirender Enzyme ist, wie aus einem Theil des Mitgetheilten hervorgeht, bei einer Anzahl von Pflanzen vollkommen sicher gestellt. Dennoch steht der mehrfach in neuerer Zeit geäußerten

Ansicht ihrer allgemeinen Verbreitung auch bei den höheren Pflanzen zum Zweck des Eiweißtransportes bis jetzt keine besonders günstige thatsächliche Basis zu Gebote. Es scheint auch gar nicht solcher Enzyme zur Löslichmachung der pflanzlichen Eiweißstoffe zu bedürfen, wie aus einigen nachher mitzutheilenden Versuchen hervorgehen wird, und wie schon einmal erwähnt, spielt die Eiweißverdauung bei den Pflanzen nicht die Rolle, wie bei den Thieren, wo das Vorwiegen peptonisirender Enzyme a priori erklärlich ist. Außerdem ist die Asparaginbildung zum Zweck des Eiweißtransportes doch bis jetzt noch allgemein angenommen, sodaß man sich erst einmal mit dieser Thatsache auseinander zu setzen hätte.

Das Produkt, welches im pflanzlichen Stoffwechsel der Verdauung vorzugsweise unterliegen muß, ist die Stärke, aber dementsprechend sind diastatische Enzyme auch überall nachweisbar, wo Stärke gelöst und transportirt wird.

Es ist in dem vorstehenden Satze mit Absicht der Ausdruck Verdauung gewählt worden, obgleich derselbe in der Pflanzenphysiologie noch nicht gebräuchlich ist. Es ist aber gewiß zweckmäßig, der Thierphysiologie entsprechend die Umwandlung unlöslicher oder ohne Weiteres für die Organbildung nicht verwendbarer Substanzen wie der Stärke, des Fettes und der in Wasser unlöslichen Proteïnsubstanzen, welche entweder durch das Protoplasma oder durch enzymatische Wirkungen zu Stande kommt, als Verdauung zu bezeichnen. Denn diese ist ohne Zweifel, von solchen Fällen wie bei den Milchsäften abgesehen, die eigentliche Aufgabe der Enzyme auch in der Pflanze. Sachs hat in seinen Vorlesungen zuerst eine Ansicht ausgesprochen, durch welche die Enzymwirkungen einen physiologischen Sinn erhalten, während sie bisher selbst von Nägeli mehr physikalisch aufgefaßt wurden. Bei den im Pflanzenleben am längsten bekannten diastatischen Prozessen handelt es sich um die Löslichmachung einer unlöslichen Substanz, der Stärke, und diese Auflösung schien insofern die Hauptsache zu sein, als ein unmittelbarer Transport der Stärke durch die Zellwände unmöglich ist. Als Ziel der Enzymwirkung sah man die Umwandlung der Stärke in eine diffusible Substanz an. Nun ist durch die neueren Untersuchungen über den Zusammenhang der Protoplasmakörper der Zellen die Diffusion zur Erklärung des Stofftransportes in der Pflanze immer überflüssiger geworden. Aber ganz abgesehen von der Passirbarkeit der Zellhäute ist es die Thatsache, daß auch schon gelöste Substanzen vor ihrer Verwendung zur Ernährung einer Enzymwirkung unterliegen, welche als Zweck nicht die bloße Auflösung annehmen läßt.

Der in der Zuckerrübe als Reservestoff vorhandene Rohrzucker wird beim Austreiben der Sprosse in Traubenzucker umgewandelt, wahrscheinlich durch ein invertirendes Enzym (obgleich dies bei der Zuckerrübe noch nicht nachgewiesen ist). Es ist augenscheinlich, daß der Rohrzucker in der Zuckerrübe, obgleich in Wasser gelöst und diffusibel, trotzdem nicht für die

Ernährung der Organe geeignet ist. Man kann sich daher nur der Erklärung von Sachs anschließen, daß der eigentliche Zweck der Enzymwirkungen nicht bloße Lösung, sondern (wenigstens in der Regel) die Überführung der Nährstoffe in einen für die Ernährung geeigneten aktiven Zustand ist. Mit dieser Auffassung erhalten die Enzymwirkungen erst einen physiologischen Sinn und ich glaube, es wäre zweckmäßig, dieses physiologische Moment auch sprachlich hervorzuheben, indem man die erwähnten Vorgänge ganz allgemein als Verdauung bezeichnet. Die Übereinstimmung der enzymatischen Umwandlungen der Stärke und anderer Substanzen in der Pflanze zum Zweck der Ernährung mit analogen Prozessen im Thierkörper ist so groß, daß man mit demselben Rechte auch ohne das Vorhandensein eines Verdauungsapparates bei den Pflanzen von Verdauung sprechen kann, wie man trotz des Fehlens eines Athmungsapparates von Athmung redet.

Es wird erst durch diese Bezeichnung eine klare Unterscheidung physiologisch-chemischer Vorgänge von rein chemischen oder physikalischen, wie z. B. einfachen Lösungsprozessen herbeigeführt. Was in jedem einzelnen Fall unter Verdauung zu verstehen ist, kann nie zweifelhaft sein. Verdauung ist jede Umwandlung der aus der Kohlensäurezersetzung direkt oder indirekt hervorgegangenen Produkte zum Zwecke der Ernährung.

Ist das Ziel bei den Verdauungsvorgängen auch immer dasselbe, so sind doch die Mittel, welche zur Erreichung desselben zur Anwendung kommen, nicht immer dieselben. In der Regel bewirken Enzyme die Umwandlung der Substanzen in den aktiven Zustand, aber zweifellos ist in zahlreichen Fällen das Protoplasma im Stande, auch ohne die Sekretion von Enzymen Verdauung zu bewirken. Wir sind daher genöthigt, zwischen protoplasmatischer und enzymatischer Verdauung zu unterscheiden.[1])

Die Vorgänge bei den Insektivoren, die Reaktivirung der Reservestoffe bei der Keimung vieler Samen, und wohl auch die Auflösung der Stärke in den Blättern sind Beispiele enzymatischer Verdauung, während die Ernährungsvorgänge bei vielen niederen Pflanzen, namentlich auch bei den Parasiten sicher häufig nur durch protoplasmatische Verdauung eingeleitet werden. Eine dem Sinne nach ähnliche Unterscheidung ist schon von Nägeli getroffen worden, dessen Bezeichnungsweise durch die vorstehende übrigens nicht geändert wird, wie aus nachstehendem Schema hervorgeht.

	Protoplasmawirkungen:	Enzymwirkungen:
Verbesserung der Nährstoffe:	protoplasmatische Verdauung.	enzymatische Verdauung.
Verschlechterung der Nährstoffe:	Gährung.	enzymatische altung. (des Amygdalins etc.)

[1]) In der Thierphysiologie existirt diese Unterscheidung, welche Krukenberg auf Grund seiner vergleichenden Studien der Verdauungsvorgänge aufstellte, schon länger.

Es läßt sich nicht in allen Fällen mit Leichtigkeit feststellen, ob man einen enzymatischen oder protoplasmatischen Verdauungsvorgang vor sich hat, und in derartigen Schlußfolgerungen ist natürlich die größte Vorsicht geboten.[1]) Der mangelnde Nachweis von Enzymen kann nicht in allen Fällen als Beweis einer rein protoplasmatischen Verdauung gelten, denn es scheint, daß die Enzyme in vielen Fällen erst langsam entstehen und also in gewissen Momenten noch nicht nachweisbar oder darstellbar sein können. Leider ist unsere Kenntniß über die Bildung der Enzyme noch ganz mangelhaft und es können eigentlich nur Vermuthungen ausgesprochen werden. Es scheint aber, daß dort, wo die Enzyme eine nachweisbar physiologische Bedeutung haben, deren Bildung mit dem Eintritt des physiologischen Vorganges beginnt und mit seinem Fortschreiten Schritt hält. Z. B. ist es wohl nicht zweifelhaft, daß die Diastase erst beim Keimen der Getreidesamen entsteht, und auch bei anderen Keimprozessen, z. B. beim Austreiben von Kartoffeln, scheinen während des Ruhezustandes keine oder nur Spuren diastatischer Enzyme vorhanden zu sein und erst beim Austreiben der Keimsprosse zu entstehen. Es müßte auch sonst, wie Müller betont, die ganze Stärke der Kartoffel sich sehr schnell auflösen, was nicht geschieht; die Auflösung der Stärke geht mit dem allmählichen Austreiben der Keimsprosse in gleichem Schritt, was dafür spricht, daß auch die Enzyme erst allmählich entstehen. Es wäre möglich, daß diese Entstehung auch gar nicht in der Kartoffelknolle selbst stattfände, sondern daß die Enzyme in den Sprossen sich bilden und in die Knolle secernirt werden, um die Stärke umzuwandeln. Wie gesagt, sind positive Grundlagen für eine feste Ansicht hier noch sehr wenige vorhanden und ich möchte deshalb um so weniger unterlassen, auf eine Arbeit, welche zur Lösung dieser Fragen beiträgt, hinzuweisen, da diese Untersuchung zu dem Besten gehört, was in neuerer Zeit auf botanisch-physiologischem Gebiet publizirt wurde. Es ist die Arbeit von H. Müller-Thurgau »Über Zuckeranhäufung in Pflanzentheilen in Folge niederer Temperatur«. (Landw. Jahrbücher, Bd. XI.)

Die Verdauung nimmt, wenn man diesen Begriff in die Pflanzenphysiologie einführt, ihren Platz im gesammten pflanzlichen Stoffwechsel ein und bildet einen bestimmten Abschnitt desselben, analog wie im thierischen.

Die ganze Pflanzenernährung, welche man nach Sachs bisher in die Assimilation und den Stoffwechsel zerfallen ließ, würde sich wohl zweckmäßiger in drei Abschnitte gliedern lassen, nämlich wie folgt:

I. Assimilation (Kohlensäurezersetzung),

1) Ich bin mit einigen einschlägigen Beobachtungen beschäftigt. Zunächst über Penicillium glaucum, welches Gelatine bei seiner Vegetation verflüssigt und anscheinend in eine peptonähnliche Substanz überführt. Näheres kann ich erst nach weiteren Studien dieser Erscheinungen mittheilen.

II. Stoffwechsel { Digestion (Verdauung), Resorption, Transport, Secretion,

III. Plastik (Ansatz).

Mit diesem letzteren Ausdruck wird das eigentliche Ziel der ganzen Ernährung, die Anbildung, der Ansatz lebender Substanz bezeichnet.

Der Assimilation, demjenigen Prozeß, durch welchen das Material für die Ernährung aller lebenden Wesen erzeugt wird und welcher allein bei chlorophyllhaltigen Pflanzen vorhanden ist, folgt die Umarbeitung dieses Materials durch die verschiedenen Funktionen des Stoffwechsels, damit es endlich durch die Plastik zum Aufbau der Organe verwendet werde.

Die Thierphysiologen brauchen den Ausdruck Assimilation bekanntlich für den Ansatz, für die Plastik. Ich fand aber nach sorgfältiger Überlegung keinen Grund, den in der Botanik feststehenden Begriff der Assimilation zu ändern, und finde auch, daß durch dieses Wort »Verähnlichung« viel besser der Übergang der sogenannten anorganischen Verbindungen in organische bezeichnet wird, als die Anbildung neuer Substanz, denn bei dieser ist das Hauptmoment nicht die Verähnlichung des Stoffes, sondern die Formung desselben, weshalb mir der Ausdruck Plastik angemessener erscheint.

Ich verlasse damit die Enzyme selbst, um noch einige Beobachtungen mitzutheilen, welche sich auf die Umwandlung beziehen, welche verdünnte Säuren an denselben Substanzen hervorrufen, die durch Enzyme verändert werden. Die Zahl der Beobachtungen, welche ich in diesem Sinne angestellt habe, ist nicht groß und konnte wegen der Publikation dieses Heftes vorläufig nicht weiter ausgedehnt werden. Doch ist im Hinblick darauf, daß auch Nägeli in seiner Theorie der Gährung die große Ähnlichkeit der Wirkung verdünnter Säuren und Enzyme wieder hervorgehoben hat, die Anführung der wenigen Thatsachen motivirt.

Es ist allgemein bekannt, daß das Amygdalin und Salicin nicht nur durch Emulsin, sondern durch verdünnte Säuren in dieselben Spaltungsprodukte zerlegt werden können, und daß wie durch Diastase auch durch verdünnte Säuren die Spaltung des Rohrzuckers bewirkt wird. Bei der Beschäftigung mit solchen Säurewirkungen fiel es mir auf, daß in vielen Fällen die Ähnlichkeit der Säurewirkung mit der enzymatischen sich besonders darin zeigt, daß äußerst geringe Mengen von Säure nicht nur hinreichen, um gewisse Wirkungen hervorzubringen, sondern daß diese Wirkungen nur bei starker Verdünnung der Säuren hervorgerufen werden, während bei größerer Säuremenge eine Veränderung nicht wahrgenommen wird. So z. B. läßt eine 2 %ige Salzsäure frischen Kleber ganz unverändert, es findet keine Lösung statt, ganz wie wenn derselbe in destillirtem Wasser liegt. Eine Salzsäure von 0,2 % dagegen ruft sehr schnell zunächst eine starke Quellung

des Klebers hervor, derselbe quillt ähnlich wie Fibrin auf. Der Zusammenhang lockert sich immer mehr, der Kleber zerfällt und löst sich endlich völlig auf.[1] 20 g feuchter Kleber (entsprechend ca. 8,5 g trockenem) werden von einem Liter 0,2 %iger Salzsäure innerhalb 36 Stunden bei gewöhnlicher Temperatur (15°) gelöst. Bei 40° findet die Auflösung schon in 6 Stunden statt. Die Lösung ist durch Stärke und Fett getrübt, welche durch das Auswaschen des Klebers nicht vollständig entfernt werden. Durch Filtriren erhält man eine völlig klare Lösung.[2] Eine Quellung und Lösung des Klebers wird sogar noch bei einem Verhältniß von 1—2 Salzsäure auf 10000 Wasser erzielt.

In einer 1—2 %igen Salzsäure dagegen bleibt der Kleber ebenso ungelöst, wie in destillirtem Wasser, und quillt nicht einmal auf.

Andere Säuren, z. B. Phosphorsäure, Oxalsäure, Äpfel-, Wein- und Citronensäure, verhalten sich wie Salzsäure. Es findet aber ein Unterschied insofern statt, als einige von ihnen in einer Concentration noch wirksam sind, bei welcher Salzsäure keine Veränderung hervorruft. Phosphorsäure von 2—5 % löst den Kleber auf, dagegen ist die concentrirte Säure wirkungslos.

Es geht aus diesen wenigen Versuchen hervor, daß eine ganz verdünnte Säure molekulare Bewegungen hervorruft, welche bei Anwesenheit einer größeren Säuremenge nicht mehr eintreten. Diese molekularen Bewegungen scheinen in einer Wasserübertragung durch die Säure auf den Kleber zu bestehen, die mit dessen Auflösung endet. Dies scheint mir annehmbarer, als daß eine in Wasser lösliche Salzsäureverbindung entstehe, deshalb, weil bei anderen Substanzen blos eine starke Imbibition, keine Lösung durch verdünnte Salzsäure bewirkt wird. Gewaschenes Fibrin quillt, wie bekannt, in 0,2 %iger Salzsäure zu einer Gallerte auf, imbibirt also große Quantitäten Wasser. Legt man dagegen Fibrin in eine 5 %ige Salzsäurelösung, so findet keine Quellung statt, sondern das Fibrin bleibt unverändert, wie wenn es in Wasser läge. Durch einen Überschuß von Säure wird also die Quellung verhindert, und sie wird auch, wenn schon eingetreten, rückgängig gemacht, denn gequollenes Fibrin schrumpft in 5 %iger Salzsäure wieder zusammen und wird fest und weiß, wie es nach dem Auswaschen war.

Wenn man bei diesen Erscheinungen auf die geringe Menge der wirkenden Säure Gewicht legt, so ist ein Vergleichspunkt mit den Enzymen gegeben, da diese bekanntlich ein auffallendes Merkmal in ihrer scheinbar unbegrenzten Wirkung haben. Man könnte daher auch für die Enzyme folgern, daß ihre Wirkung wesentlich in einer Wasserübertragung

1) Die Thatsache, daß sich Kleber in ganz verdünnten Säuren löse, ist schon von Ritthausen mitgetheilt. Die Eiweißkörper. 1872.

2) Beim Kochen bleibt die Lösung klar. Kali und Kupfer geben blaue Färbung. Fällung durch conc. HCl und Na_2CO_3. Ebenso durch Essigsäure und Ferrocyankalium.

bestehe, denn die Gegenwart von Wasser scheint doch eine ganz allgemeine Forderung bei der enzymatischen Spaltung zu sein, was sowohl die Erfahrung, als auch die Zersetzungsgleichungen der Glykosidspaltungen lehren. Es wäre aber wohl noch verfrüht, in diesem Sinne eine Theorie der Enzymwirkung aufzustellen, was hier auch nicht beabsichtigt wird, obwohl sich die geäußerten Gedanken unmittelbar aufdrängen. Ohne weiteres darf man aber deshalb noch nicht von der Wirkung der Säuren auf diejenige der Enzyme schließen, weil einige der Letzteren, wie festgestellt ist, gar nicht ohne gleichzeitige Gegenwart von Säure wirken, z. B. das Pepsin. Daß auch bei der Diastase deren Wirkung durch Säure wenigstens erhöht wird, ist von Detmer[1]) festgestellt worden.

Wenn also diese Beobachtungen auch nicht ausreichen, um die Enzymwirkung theoretisch zu erklären, so sei wenigstens die Aufmerksamkeit auf die genannten Erscheinungen gelenkt. Es ergiebt sich aus ihnen wenigstens das, daß die eigenthümliche Wirkung ganz verdünnter Säuren auch bei gewöhnlicher Temperatur auf in Wasser unlösliche Substanzen eine Berücksichtigung bei der Beurtheilung von Stoffwechselvorgängen in der Pflanze verlangt, da bekanntlich mit wenigen Ausnahmen die Gewebesäfte sauer reagiren und ganz verdünnte Säurelösungen darstellen.

1) Detmer, Über Fermentbildung und fermentative Prozesse. Jena 1884.

XI.

Das Chlorophyllgrün der Fucaceen.

Von

Dr. A. Hansen.

(Mit Tafel I.)

Durch die im letzten Heft dieser Arbeiten publicirten Untersuchungen über den Chlorophyllfarbstoff ist Folgendes festgestellt worden:

1) Daß in den Chlorophyllkörnern immer zwei Farbstoffe, grüner und gelber Chlorophyllfarbstoff nebeneinander vorhanden sind, eine Thatsache, welche GREGOR KRAUS durch seine dialytischen Versuche [1]) schon zu begründen suchte, welche letzteren indessen nicht durchschlagend sein konnten, da durch Schütteln mit Benzol eine vollständige Trennung beider Farbstoffe unmöglich ist.

2) Daß diese Farbstoffe mit einem Fett oder einer fettähnlichen Substanz verbunden sind, worauf die Unlöslichkeit des eingedampften alkoholischen Blätterextraktes in Wasser, sowie die Unmöglichkeit, die Farbstoffe unmittelbar mit Wasser zu extrahiren, beruht.[2])

3) Daß nach Verseifung des Fettes mit Natronlauge die beiden Farbstoffe vollständig von einander und von anderen Substanzen, welche durch den Alkohol aus den Blättern mit extrahirt werden, zu trennen sind.

4) Daß beide Farbstoffe krystallisiren, der gelbe in deutlichen Nadeln, der grüne in Sphärokrystallen.

5) Daß das Spectrum des grünen Chlorophyllfarbstoffes im Gegensatz zu der bisher allgemein gültigen Annahme nur 4 Absorptionsbänder in der

---

1) G. KRAUS, Zur Kenntniß der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart 1872. Dies Buch gehört zu den wenigen Publikationen der Chlorophyllliteratur, welche zur Kenntniß der Farbstoffe thatsächlich beigetragen haben.

2) Die von JAENSCH in seiner Dissertation über Herminiera Elaphroxylon (Breslau 1883) p. 13 gemachte Angabe, daß die Keimblätter der reifen Samen eine »Chlorophyllmodification« enthalten, deren Farbstoff ohne Weiteres in Wasser löslich sei, beruht auf einem Irrthum. Die Färbung, welche das Wasser annimmt, ist nicht durch Chlorophyllfarbstoff, sondern durch den in Wasser löslichen Farbstoff der Samenschale bedingt. Legt man die grünen Cotyledonen in Wasser, nachdem man die Samenschale entfernt hat, so bleiben sie grün und das Wasser farblos.

gelbrothen Hälfte des Spectrums besitzt, dagegen kein Absorptionsband in dem blauvioletten Ende.

6) Daß der gelbe Farbstoff 3 Absorptionsbänder in der violetten Spectralhälfte hervorruft, und daß somit die 7 Bänder, welche das alkoholische Blätterextrakt zeigt, durch Übereinanderlagerung der beiden Absorptionsspectren des grünen und gelben Farbstoffes zu Stande kommen.

Da von diesen Thatsachen, trotz der ca. 50 Jahre dauernden Studien über den Chlorophyllfarbstoff, die unter 1) und 2) aufgeführten unsicher, die übrigen ganz unbekannt waren, glaube ich, im Gegensatz zu Behauptungen in einigen Zeitschriften, daß durch ihre Feststellung ein Fortschritt auf diesem Gebiet angebahnt ist.

Was im Laufe der ersten Untersuchung noch nicht gelungen, ist die vollständige Reinigung des grünen Chlorophyllfarbstoffes von Aschenbestandtheilen. Der Aschengehalt läßt zwei Möglichkeiten einer Erklärung offen. Entweder entsteht bei der Verseifung eine Verbindung des Farbstoffes mit Natrium, oder die Aschensalze sind nur mechanisch gebunden. Ich habe mich für diese zweite Annahme entschieden, daß die Salze eine bloße Verunreinigung des Farbstoffes seien, und zwar deshalb, weil die Asche vorwiegend aus Kochsalz (vom Aussalzen der Seife) besteht, und weil die Aschenmenge sich durch wiederholtes Auflösen vermindern läßt. Für die andere Meinung, daß bei der Verseifung eine Natriumverbindung des Farbstoffes entstehe, spricht kein Grund, als die ganz unbestimmte Möglichkeit. Ich betrachte daher die erhaltenen Farbstoffe, abgesehen von den genannten Beimengungen der Asche, als isolirte Chlorophyllfarbstoffe. Diese Annahme scheint mir die natürlichste, besonders auch im Hinblick auf die durch dieselbe Methode gelungene Isolirung der Retinafarbstoffe durch Kühne und zahlreicher thierischer Lipochrome durch Krukenberg. Da eine abgeschlossene Untersuchung zu geben in meiner ersten Abhandlung weder beabsichtigt noch möglich sein konnte, so betrachte ich es als meine Aufgabe, diese Frage zu eruiren, und bin nicht in der Lage, und wohl auch nicht verpflichtet, auf jeden unbegründeten Einwand einzugehen.[1])

---

1) Derartige Einwände sind von A. Tschirch erhoben worden. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. I. Heft II. und Botan. Zeitung, 1884 Nr. 20. (Vgl. hierzu Botan. Zeitung 1884 Nr. 41 u. 1885 Nr. 8); ferner A. Tschirch, Untersuchungen über das Chlorophyll. Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. XIII. 1884. Auch separat erschienen, mit einem Katalog über meist veraltete Chlorophyllliteratur als Anhang, bei P. Parey in Berlin. Tschirch bezeichnet die von mir isolirten Farbstoffe als »Zersetzungsprodukte«. Nach seinen Äußerungen wäre es überhaupt unmöglich, den Chlorophyllfarbstoff nach einer chemischen Methode rein darzustellen, da er schon durch die einfachsten Manipulationen »zersetzt« werden soll. In den Berichten d. Bot. Ges. 1883. Bd. I. Heft 11 stellt Tschirch die Behauptung auf, »nur das Chlorophyll des lebenden Blattes kann man doch allein Reinchlorophyll nennen«. Wenn dieser Autor nicht die gröbsten Inconsequenzen begehen will, so ist auch der Zucker, so lange er sich in der Zuckerrübe und im Zuckerrohr befindet, reiner, als der reinste krystallisirte Rohrzucker, und der Milchzucker wäre

In der vorliegenden Mittheilung füge ich noch Einiges über die Methode hinzu und schließe daran die Darstellung der Chlorophyllfarbstoffe aus Fucus vesiculosus. Zur Methode habe ich folgendes hinzuzufügen. Die Extraktion des Pflanzenmaterials mit 96 % Alkohol geht leichter vor sich, wenn man die Pflanzen nach dem Auskochen mit Wasser nicht trocknet, sondern nur völlig auspreßt und noch feucht in den Alkohol bringt. In diesem Falle wird der Farbstoff vollständig aus den Blättern extrahirt, während nach dem Auskochen mit Wasser lufttrocken gewordene Blätter nicht allen Farbstoff abgeben. Ein vollständiges Trocknen bei niederer Temperatur ist natürlich in dem Falle angebracht, wo es sich um längere Aufbewahrung des Pflanzenmaterials zur Herstellung von Chlorophylllösungen handelt.

Als Material dienten das erste Mal Weizenblätter. Ich habe aber mit demselben Resultat aus Blättern von Helianthus annuus und Cucurbita Pepo die Farbstoffe dargestellt, wobei sich herausstellte, daß mittels der Verseifungsmethode auch aus Blättern, welche, wie die von Helianthus, Harze etc. enthalten, die Farbstoffe ohne Störung durch jene Substanzen gewonnen werden können (die Harze werden mit verseift). Die Methode ist also allgemein anwendbar, wo es sich um Isolirung von grünem Chlorophyllfarbstoff handelt. Sie ist besonders deshalb von Werth, weil auch jede kleinste Menge des grünen Chlorophyllfarbstoffes, wenn derselbe mit großen Mengen anderer Farbstoffe vermengt ist, vollständig von diesen getrennt wird.[1])

---

am reinsten natürlich in der Kuhmilch. Jede chemische Behandlung liefert nur »Zersetzungsprodukte«, sodaß die organische Chemie, wenn diese Ansichten Anklang finden, in Zukunft besser als »Chemie der Zersetzungsprodukte« bezeichnet würde. Beim Chlorophyllfarbstoff bewirken nach Tschirch sogar schon die einfachen Lösungsmittel, die man doch leider in der Chemie nicht umgehen kann, eine Zersetzung. Der Chlorophyllfarbstoff soll beispielsweise schon beim Extrahiren von Blättern mit Alkohol »oxydirt« werden durch Spuren von mitextrahirten Pflanzensäuren, gegen die auch ein Neutralisiren nichts hilft, der alkoholische Auszug werde, wie Tschirch angiebt, schließlich in eine braune Lösung übergeführt (Berichte d. deutsch. botan. Ges. Bd. I. Heft 11. u. Landw. Jahrb. p. 499), was allerdings bisher noch Niemand beobachtet hat und was besonders dann nicht eintreten kann, wenn man, wie ich es angegeben habe, die Blätter erst in Wasser von 100° tödtet und durch kurzes Kochen alle in Wasser löslichen Substanzen extrahirt.

1) Es gelang mir auf diese Weise zuerst, die gelben Blüthenfarbstoffe rein darzustellen (Sitzungsberichte d. phys.-med. Ges., Würzburg, p. 304 dieses Heftes) und den Nachweis zu liefern, daß andere Angaben über das Spectrum der rothen und der gelben Farbstoffe und über die Fluorescenz der letzteren unrichtig seien. (Vgl. Hansen, Die Farbstoffe der Blüthen und Früchte, Stahel, Würzburg 1884.) Für die gelben Blüthenfarbstoffe hat daraufhin Tschirch seine Angaben berichtigt, zweifelt jedoch bezüglich des Etiolins und der rothen Blüthenfarbstoffe noch immer daran, daß die von ihm entdeckten Chlorophyllstreifen auf Verunreinigungen mit Chlorophyllgrün beruhen. Beim Carotin ebenfalls den Chlorophyllstreifen zu entdecken (Bot. Ges. Bd. I. Heft 4. p. 19.) hätte Tschirch sich ersparen können, da, schon ehe derselbe das Unglück hatte, sich mit Farbstoffen zu beschäftigen, das Spectrum des Carotin's von Kühne richtig abgebildet worden ist (Kühne, Unters. aus d. physiol. Institut zu Heidelberg. Bd. IV. Heft 3).



Bei wiederholten Versuchen habe ich gefunden, daß die Verseifung des alkoholischen Blätterextraktes sehr leicht von statten geht. Ein größerer Überschuß von Natronlauge ist daher unnöthig. Es genügt, das concentrirte alkoholische Blätterextrakt mit wenig Natronlauge zu versetzen, unter Kochen stark einzuengen, mit Wasser zu verdünnen und nach Verdampfung der letzten Spuren Alkohol die genügend concentrirte wässerige Seifenlösung mit festem Chlornatrium auszusalzen. Nach dem Aussalzen entzieht man der Seife zuerst den gelben Chlorophyllfarbstoff durch Petroläther, was zweckmäßiger durch Ausschütteln in einem hohen Cylinder und Abheben, als in einem Scheidetrichter geschieht. Die vollständige Trennung des gelben Farbstoffes durch Ausschütteln dauert, wenn man mit größeren Mengen arbeitet, längere Zeit und erfordert viel Petroläther. Es ist daher zweckmäßiger, vorerst die letzten Spuren des gelben Chlorophyllfarbstoffes im grünen zu lassen. Den letzteren entzieht man der Seife mit alkoholhaltigem Äther, dampft die filtrirte Lösung ab und schüttelt den festen grünen Chlorophyllfarbstoff in einem engen Cylinder mit mehrfach zu erneuendem Petroläther, der die letzten Mengen des Chlorophyllgelbs entfernt. Der Petroläther ist schließlich farblos, einen Stich in's Grüne besitzt er oftmals durch die feinsten Partikelchen des grünen Farbstoffes, welche durch das Schütteln suspendirt sind. Nach dem Abheben der letzten Petroläthermenge reinigt man den grünen Chlorophyllfarbstoff durch wiederholtes Auflösen in alkoholhaltigem Äther, Filtriren nach dem Absetzen und Eindampfen, was so lange fortgesetzt wird, bis beim Wiederauflösen keine Flocken mehr zurückbleiben. Selbstverständlich sind alle Operationen in einem verdunkelten Raume vorzunehmen.

Die beiden Farbstoffe werden auf diese Weise vollständig von einander getrennt und haben die Eigenschaften, welche ich in der ersten Abhandlung angegeben habe.

Es ist behauptet worden, die auf diese Weise erhaltenen beiden Farbstoffe seien Spaltungsprodukte. Der gelbe Farbstoff, welchen ich erhalten, sei durch die Natronlauge aus dem ursprünglichen Chlorophyllfarbstoff abgespalten. Dies ist eine ähnliche Ansicht, wie sie Fremy eine Zeitlang hegte; damals sollte der Chlorophyllfarbstoff durch Salzsäure in einen gelben und blauen Farbstoff, welche nicht nebeneinander präexistiren, zerlegt werden, nun soll dasselbe auf einmal durch Natronlauge geschehen.

Ich stelle dies auf das Bestimmteste in Abrede, weil die Annahme einer Spaltung eine ganz willkürliche ist, für welche keine, gegen welche mehrere Thatsachen sprechen. Zunächst ist es schon möglich, durch einfache Dialyse mit Petroläther (vgl. diese Arbeiten, Bd. III. p. 140) aus jedem alkoholischen Blätterauszug denselben gelben Farbstoff, welchen ich nach der Verseifung erhielt, abzutrennen (jedoch nicht quantitativ). Soll man etwa annehmen, daß schon durch Petroläther dieselbe »Zersetzung« hervorgerufen werde, wie durch Natronlauge?

Andererseits habe ich durch Mischung der Lösungen meines grünen

und gelben Farbstoffes, von denen der erstere ein Spectrum mit 4 Bändern im Roth, der andere ein Spectrum mit 3 Bändern im Violett besitzt, eine Lösung erhalten, welche alle 7 Absorptionsbänder zeigt, die ein alkoholischer Blätterauszug oder ein lebendes Blatt erzeugt. Es ist daher für mich ganz zweifellos, daß der grüne und gelbe Farbstoff in den Chlorophyllkörnern nebeneinander existiren, daß die Verseifung mit Natronlauge sie aus ihrer festeren Verbindung mit der fettähnlichen Substanz befreit und ihre Trennung durch Extraktion mit zwei verschiedenen Lösungsmitteln, mit Petroläther und Äthyläther, ermöglicht.

Auf Grund dieser Überzeugung habe ich die Methode zur Darstellung der Chlorophyllfarbstoffe aus Fucus vesiculosus angewendet.

Ich habe diese Pflanze gewählt, weil es mir von Interesse zu sein schien, namentlich den grünen Chlorophyllfarbstoff aus einer Pflanze darzustellen, welche äußerlich nicht grün aussieht. An dem Chlorophyllgehalt der Fucaceen ist trotz ihrer braunen Farbe nicht zu zweifeln. Sachs, welcher zuerst bestimmt betonte,[1]) daß überall, wo Kohlensäure zersetzt wird, auch Chlorophyll vorhanden sein muß, wies schon darauf hin, daß die anders gefärbten Meeresalgen und Flechten auf ihren Chlorophyllgehalt zu untersuchen seien, da hier wahrscheinlich verkapptes Chlorophyll vorhanden sei.

Millardet hat denn auch schon 1869[2]) nachgewiesen, daß der damals mit dem Namen Phäophyll benannte und, wie man glaubte, besondere Fucaceenfarbstoff ein Gemenge mehrerer Pigmente sei. Millardet demonstrirte durch Ausschütteln eines alkoholischen Fucusauszuges mit Benzin das Vorhandensein des grünen Chlorophyllfarbstoffes neben einem gelben, von ihm Phycoxanthin genannten. Außerdem gewann er durch Extraktion mit Wasser einen dritten braunen Farbstoff (Millardet's Phycophäïn). Legte Millardet auch in seiner Publikation mehr Gewicht auf die Darstellung des Phycophäïns und des Phycoxanthins, welches letztere kein besonderer Algenfarbstoff, sondern, wie jetzt festgestellt ist, mit dem gelben Chlorophyllfarbstoff höherer Pflanzen identisch ist, so geht aus den einfachen Schüttelversuchen doch mit Sicherheit das Vorhandensein von Chlorophyll bei den Fucaceen hervor.

Für die Florideen war dasselbe durch die Untersuchungen von Rosanoff vorher bestätigt worden.[3])

Es war in neuester Zeit insofern eine Unsicherheit über diesen Punkt entstanden, als Engelmann die Ansicht äußerte, die Fucaceen besäßen nur einen braunen Farbstoff, welcher bei ihnen dieselbe Funktion habe, wie

1) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. 1865. p. 20.

2) Millardet, Sur la nature du pigment des Fucoidées. C. rendus LXVIII (1869) p. 462.

3) Rosanoff, Observations sur les fonctions et les propriétés des Pigments de diverses Algues. 1867. Mémoire d. l. soc. imp. d. Sc. n. de Cherbourg. t. XIII.



der grüne Chlorophyllfarbstoff bei anderen Pflanzen. An sich liegt in dieser Meinung nichts Unlogisches, sie ist aber, wie eben bewiesen, nicht neu. Die mikroskopische Beobachtung, auf welche Engelmann sich stützt, kann diese Frage nicht entscheiden, da der braune Farbstoff bei den Fucaceen die grüne Chlorophyllfarbe so verdeckt, daß man über das Vorhandensein von Chlorophyll zweifelhaft sein kann. Aber aus diesem Grunde hatte ja schon Millardet das Mikroskop verlassen und das Vorhandensein des grünen Chlorophyllfarbstoffes auf andere Weise zu demonstriren gesucht. Millardet's Untersuchungen, welche doch in der That für die Ausrüstung der Fucaceen mit Chlorophyll beweisend sind, sind von Engelmann bei der Auseinandersetzung seiner Ansichten über die Bedeutung der Farbstoffe, welche von denen der Botaniker nicht blos ganz erheblich abweichen, sondern ganz andere Gesichtspunkte einzuführen bemüht sind, nicht berücksichtigt worden. Und doch hat man in der Botanik gerade auf Grund der Millardet'schen Versuche den scheinbaren Mangel vollständig erklärlich gefunden und betrachtet es ebenso wie bei anderen Pflanzen, die dem Auge nicht grün gefärbt erscheinen, wie die Florideen u. a., als feststehende Thatsache, daß das Chlorophyll durch Nebenpigmente maskirt sei.

Daß die Fucaceen Chlorophyll besitzen, geht schon aus den spectroskopischen Untersuchungen des lebenden Fucus vesiculosus hervor. Im Absorptionsspectrum der Fucusblätter finden sich die 4 Bänder des Chlorophyllfarbstoffes in ihrer bekannten Lage zu den Fraunhofer'schen Linien; es tritt zu diesen Bändern noch ein Band vor der Linie *F* hinzu, welches, wie später bewiesen wird, dem braunen Farbstoff angehört. Die Bänder des Chlorophyllgelbs, dessen Vorhandensein ebenfalls schon aus Millardet's Versuchen sich ergiebt, werden bei der Untersuchung des lebenden Fucus durch die starke Absorption im Blau verdeckt. Das Spectrum eines lebenden Fucusblattes stellt sich dar, wie auf meiner Spectraltafel Nr. 1.

Es wird Niemand bestreiten, daß dies Spectralverhalten gegen die Ansicht Engelmann's über den Mangel des Chlorophyllgrüns bei den Fucaceen spricht. Mit diesem Spectralverhalten sucht Engelmann seine Meinung in Einklang zu bringen durch die Aufstellung einer neuen Kategorie von Substanzen, welche »Chromophylle« genannt werden und »einen gemeinschaftlichen Kern« besitzen sollen, »der im Chlorophyll am reinsten vorliegt«.[1]) Wäre dies der Fall, so wäre das Chlorophyllgrün, welches Millardet in den alkoholischen Auszügen von Fucus nachwies und welches ich in Substanz dargestellt habe, der aus dem eigentlichen »Fucuschromophyll« dargestellte »Kern«. Einer solchen Ansicht, welche sich unmittelbar aus den Hypothesen des genannten Physiologen ergiebt, wird in der Botanik wohl Niemand beitreten können, da dann ganz verständliche Thatsachen in's Räthselhafte verkehrt werden. Wir suchen nach Beweisen, daß die Fucaceen, Florideen

1) Botan. Zeitung. 1882. p. 669.

und andere nicht grüne Pflanzen, welche trotzdem Kohlensäure zersetzen, Chlorophyllfarbstoff besitzen, und wenn die bisherigen noch nicht ausreichen sollten, so muß man nach neuen Beweisen suchen. Beweise, daß die genannten Pflanzen Chlorophyll nicht besitzen, würden die Ernährungsphysiologie in die größte Unsicherheit versetzen, und da bis jetzt positive Thatsachen nur für das Vorhandensein von Chlorophyll bei den Fucaceen und Florideen sprechen, so müßte ein Versuch, das Gegentheil wahrscheinlich zu machen, doch mindestens auch Thatsachen zur Hand haben, welche man jedoch in ENGELMANN's Publikationen vermißt.

Noch auf eine andere und sehr einfache Weise, als durch spectroskopische Untersuchung, kann man vorläufig das Vorhandensein von Chlorophyll bei Fucus vesiculosus demonstriren. Man braucht nämlich nur einen Zweig in Wasser von 60—80° C. zu tauchen, um denselben sofort grün werden zu sehen. Der braune, in Wasser lösliche Fucaceenfarbstoff diffundirt in das Wasser und die grüne Chlorophyllfärbung kommt zur Anschauung. Dasselbe geschieht, wenn man die braunen Sprosse in verdünnten Alkohol legt. In so behandelten Sprossen kann man, wie vorauszusehen, auch mikroskopisch die normale grüne Farbe der Chlorophyllkörner wahrnehmen. Ich will mich gleich hier gegen den Einwand verwahren, daß durch das Eintauchen der Fucussprosse in heißes Wasser ein ursprünglich brauner Farbstoff »zersetzt« würde und das Grünwerden ein äußeres Zeichen der »Zersetzung« wäre, wobei dann natürlich aus dem einfachen braunen Fucusfarbstoff, wie ihn ENGELMANN voraussetzt, ein grüner, ein gelber und nochmals ein brauner Farbstoff enstehen müßten, denn diese drei kann man nach der Behandlung von Fucus vesiculosus mit heißem Wasser thatsächlich darstellen. Da man aber durch Vermischen dieser drei isolirten Farbstoffe das ursprüngliche Fucusspectrum wiedererhält, so ist dieser Einwand, auf den man sich trotz seines Mangels an Begründung gefaßt machen muß, abgethan.

Die Darstellung des grünen Chlorophyllfarbstoffes aus Fucus vesiculosus in gleicher Menge, wie ich denselben aus Weizen, Sonnenrosen und Kürbis gewonnen habe, beweist auf das Durchschlagendste, daß die Fucaceen Chlorophyll besitzen. Meine Untersuchungen bestätigen auf's Vollständigste die Resultate MILLARDET's, daß auch in den Chlorophyllkörnern der Fucaceen ein Gemenge von Chlorophyllgrün und Clorophyllgelb vorhanden ist, und erweitern die Beobachtungen des Genannten durch die Feststellung, daß der grüne Chlorophyllfarbstoff den gelben weit an Menge überwiegt, was MILLARDET, wenigstens in seiner damaligen Publikation, noch zweifelhaft läßt. Das Fucaceenbraun, von MILLARDET Phycophaïn genannt, verdeckt im lebenden Fucus das Chlorophyll. Von einer Vertretung des letzteren durch ein braunes »Chromophyll« kann also bei den Fucaceen nicht die Rede sein. Ich zweifle aber nicht, daß auch die bezüglich anderer Algen, besonders der Florideen (Bot. Zeitg. 1883, p. 20), ausgesprochene

Meinung Engelmann's, »daß der grüne Farbstoff häufig, wo nicht in der Regel, vergleichsweise in so geringer Menge vorhanden ist, daß er vielmehr als eine unbedeutende Beimischung zum rothen Körper, denn als Hauptbestandtheil erscheint«, sich als irrig erweisen dürfte, wenn man versucht, auch aus den Florideen den Chlorophyllfarbstoff in Substanz darzustellen.

Darstellung des grünen und gelben Chlorophyllfarbstoffes aus Fucus vesiculosus.

Um die Pflanzen zu erhalten, fuhr ich nach Cuxhaven, die naß in eine Kiste gepackten Fucuspflanzen kamen in einem Tage hier nach Würzburg, waren vollkommen frisch und wurden sofort extrahirt. Für die Darstellung der Farbstoffe wurden 4185 g feuchter Fucus (lufttrocken 775 g) in Arbeit genommen.

Die unmittelbare Extraktion von lebendem Fucus vesiculosus mit Alkohol ergiebt eine sehr unreine Chlorophylllösung, da der braune Farbstoff und Extraktivstoffe die Lösung verunreinigen. Ich habe daher, wie früher, vor der Extraktion der Fucuspflanzen mit 96 %igem Alkohol dieselben mit Wasser kurze Zeit ausgekocht. Das Wasser färbt sich gelbbraun und diese Brühe liefert beim Eindampfen einen rothbraunen Rückstand, welcher neben den in Wasser löslichen Stoffen des Fucus den braunen Fucaceenfarbstoff (Phycophaïn) enthält. Dieser Rückstand ist unlöslich in 96%igem Alkohol, löslich in verdünntem Weingeist, und eine solche Lösung giebt das Spectrum des braunen Farbstoffes: ein Absorptionsband zwischen den Fraunhofer'schen Linien *b* und *F*. (vgl. die Spectraltafel Nr. 11.)

Der Vergleich dieses Spectrums mit demjenigen des lebenden Fucus (Nr. 1) läßt sogleich dasselbe Band in gleicher Lage zwischen *b* und *F* wiederfinden. Mit dem braunen Farbstoff mich näher zu befassen, lag nicht in meiner Absicht. Es handelte sich um die Darstellung des Chlorophyllgrüns, welches wie folgt gewonnen wurde.

Die von der braunen Brühe befreiten und mit kaltem Wasser gewaschenen, nun vollständig chlorophyllgrünen Pflanzen wurden feucht mit 96 % Alkohol übergossen, sodaß sie davon eben bedeckt waren, und blieben damit 12 Stunden stehen. Ein Vorversuch hatte ergeben, daß auf diese Weise durch Behandlung der Pflanzen mit einer geringen Menge Alkohol schon ein großer Theil des gelben Chlorophyllfarbstoffes entfernt wird, ohne daß Chlorophyllgrün sich mitlöst. Nach dem Abgießen der gelben Lösung erhält man bei einem zweiten Aufguß von Alkohol sehr schnell eine prachtvoll grüne Lösung, welche im Sonnenlicht eine carmoisinrothe Fluorescenz besitzt. Diese Lösung enthält jedoch trotz der Vorbehandlung noch viel gelben Chlorophyllfarbstoff, wie aus dem Gelingen der Kraus' und Fremy'schen Schüttelversuche hervorgeht.

Nach der Verseifung des Fettes wurde die Seife aus wässeriger Lösung ausgesalzen, zur Abscheidung derselben 12 Stunden im Dunkeln stehen ge-

lassen und zunächst der gelbe Chlorophyllfarbstoff mit Petroläther extrahirt. Nach einmaligem Waschen der Seife mit absolutem Äther wurde der grüne Chlorophyllfarbstoff mit alkoholhaltigem Äther (5—6% absol. Alkohol) aufgenommen und durch Verdampfen des Äthers in fester Form gewonnen. Es erübrigt dann noch, das feste Chlorophyllgrün von Spuren zurückgebliebenen gelben Farbstoffes zu reinigen, was durch wiederholtes Schütteln des festen Chlorophyllgrüns mit Petroläther geschieht. Die Seifenreste entfernt man durch mehrmaliges Auflösen des Chlorophyllgrüns in alkoholhaltigem Äther in einem hohen Cylinder. Es scheiden sich farblose oder schwach gefärbte Flocken der anfänglich mit gelösten kleinen Seifenmengen aus, welche sich absetzen und durch Filtriren getrennt werden. Eine solche Reinigung muß mehrmals vorgenommen werden. Die Ausbeute an Farbstoff betrug ohne Hinzurechnung der nicht unbeträchtlichen Verluste ca. 5,0 g.

Das Chlorophyllgrün aus Fucus vesiculosus enthielt noch viel Asche, die sich durch Reinigung von 17,3 % auf 8,3 % verminderte. Außer dieser allmählichen Herabminderung der Asche spricht auch die Verschiedenheit des endlichen Aschengehaltes von dem des Chlorophyllgrüns aus Weizen dafür, daß die Asche nur eine Verunreinigung sei.

Das Chlorophyllgrün krystallisirte aus Ätheralkohol in mikroskopischen Sphärokrystallen, das Chlorophyllgelb in dunkelgelben Nadeln. Durch die Möglichkeit, diese beiden Farbstoffe, welche sich der Schätzung nach in demselben Mengenverhältniß im Fucus vesiculosus wie in höheren Pflanzen finden, in Substanz darzustellen ist, wenn Thatsachen mehr gelten als Hypothesen, diejenige ENGELMANN's widerlegt.

Eigenschaften der Farbstoffe aus Fucus vesiculosus.

Das Chlorophyllgrün. Das Verhalten zu Lösungsmitteln, Säuren etc. ist dasselbe, wie das für den grünen Farbstoff aus Weizenblättern angegebene.

Die Löslichkeit des Chlorophyllgrüns in Wasser hat Andere besonders dazu veranlaßt, dasselbe als eine vom Chlorophyllfarbstoff ganz verschiedene Substanz zu bezeichnen. Weshalb der reine Chlorophyllfarbstoff wie der unreine nur in Alkohol, Äther oder Benzol löslich sein muß, hat allerdings Niemand begründet. Wenn man dem reinen Chlorophyllfarbstoff durchaus a priori die Unlöslichkeit in Wasser zuschreiben will, so habe ich eine ganz andere Erklärung dafür, daß der von mir dargestellte Farbstoff sich in Wasser löst, auf welche natürlich die Kritiker nicht kommen konnten. Es ist möglich, daß die Löslichkeit des Chlorophyllgrüns in Wasser durch Verunreinigung mit kleinen Mengen noch anhaftender Seife veranlaßt ist, denn es ist bekannt, daß Beimengungen kleiner Mengen fremder Substanzen die Löslichkeit anderer in hohem Maße beeinflussen. Bei Gegenwart von Peptonen lösen sich manche in reinem Wasser fast unlösliche Substanzen mit Leichtigkeit. Leimlösung löst mehr normales Caliumphosphat als Wasser.

Es wäre also gegen das Chlorophyllgrün höchstens der Einwand zu erheben, daß dasselbe (abgesehen vom Aschengehalt) noch nicht absolut rein sei, dieser Einwand hätte einen Sinn, aus der Wasserlöslichkeit zu schließen, daß der von mir dargestellte Farbstoff ein Zersetzungsprodukt des Chlorophyllfarbstoffes sei, dagegen gar keinen. Wenn die Löslichkeit des Chlorophyllgrüns in Wasser durch Beimengungen verursacht wird, so wird sich dies bei fortgesetzter Untersuchung ergeben, und nachdem ich nach den unfruchtbaren Bemühungen Anderer, den Chlorophyllfarbstoff in fester Form zu isoliren, welche Jahrzehnte lang gedauert haben, die Sache von einer neuen Seite, und zwar mit Erfolg, angegriffen habe, kann ich wohl mindestens eine etwas längere Frist zur Klarstellung aller Einzelfragen beanspruchen, als meine bisherigen Untersuchungen umfaßten.

Die Fluorescenz des Chlorophyllgrüns ist nicht gleich intensiv in allen Medien. Während die wässerige und alkoholische Lösung sehr stark fluoresciren, ist die Fluorescenz der ätherischen und der Chloroformlösung nur schwach, nimmt jedoch beim allmählichen Zufügen von Alkohol immer mehr zu. Ich machte bei der Gelegenheit die Beobachtung, daß nur vollständig klare Lösungen fluoresciren. Wenn man in einem Reagenzglase eine alkoholische Chlorophylllösung mit einem Tropfen Olivenöl versetzt, so fluorescirt die über dem zu Boden gesunkenen Öltropfen stehende Lösung im Sonnenlicht glänzend. Schüttelt man heftig um, sodaß die Öltröpfchen auf das Feinste vertheilt werden, so ist im Moment die Fluorescenz verschwunden, kehrt aber allmählich mit dem Wiederabsetzen des Öltropfens zurück. Ich führe diese Beobachtung deshalb an, weil sich aus derselben das Verschwinden der Fluorescenz beim Vermischen einer unreinen, durch einfaches Aufgießen von Alkohol auf frische oder ausgekochte Blätter hergestellten Chlorophylllösung mit Wasser erklärt. Durch Fällung des gelben Fettfarbstoffes entsteht eine Trübung und daher verschwindet die Fluorescenz, was man bisher als ein Zeichen ansah, daß der Chlorophyllfarbstoff schon durch Wasser zersetzt werde. Daß durch Wasser keine Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes eintritt, sondern nur die Trübung Ursache des Verschwindens der Fluorescenz ist, kann man auf folgende Weise demonstriren. Man schüttle eine durch Wasser getrübte und nicht mehr fluorescirende Lösung mit Petroläther, so wird die sich oben sammelnde klare Petrolätherlösung des grünen Farbstoffes sofort wieder Fluorescenz zeigen.[1]) Weitere Beobachtungen mit dem Fucaceenchlorophyllgrün bestätigten meine frühere Angabe, daß das feste Chlorophyllgrün keine Fluorescenz besitzt, was schon Hagenbach vom unreinen Farbstoff mitgetheilt hat.

Das Chlorophyllgelb. Ich kann bezüglich dieses Stoffes nur auf

---

1) Auf dieser Thatsche, daß das Chlorophyllgrün in trüben Medien nicht fluorescirt, basirt es wahrscheinlich auch, daß die erstarrte Lösung von Chlorophyllgrün in Paraffin keine Fluorescenz besitzt.

meine erste Mittheilung verweisen. Das Chlorophyllgelb aus Fucus vesiculosus stimmt in allen Punkten mit dem aus höheren Pflanzen überein.

Spectroskopische Beobachtungen.

Bei meinen Beobachtungen benutzte ich einen großen Spectralapparat von Schmidt und Haensch und beobachtete ausschließlich im Sonnenlicht, welches durch einen Heliostaten auf den Spalt geworfen wurde. Die Anwendung von Sonnenlicht ist unumgänglich, da Lampenlicht für die Beobachtung der Lipochrombänder in der violetten Spectralhälfte nicht ausreicht. Für die Aufzeichnung der Absorptionsspectren empfiehlt sich die einfache graphische Methode im Gegensatz zu der in der botanischen Literatur bisher üblichen Darstellung der Absorptionsstreifen durch Schattirung. Je schöner derartige Zeichnungen dargestellt werden, um so ungenauer müssen sie werden, weil es unmöglich ist, ein solches Abbilden ohne häufigere, länger dauernde Beobachtung anzufertigen, wobei die Ermüdung der Netzhaut ihren Einfluß geltend macht. Beim Aufzeichnen der Bänder durch Curven auf Millimeterpapier läßt sich das Bild viel genauer wiedergeben, denn es ist leichter und sicherer, durch eine Curve die Dunkelheit des Bandes wiederzugeben, als durch Schattirung eines Streifens. Außerdem ist das Aufzeichnen schneller vollendet, was bei Beobachtungen im Sonnenlicht bei theilweiser Bewölkung des Himmels von Werth ist. In derselben Zeit, wo man ein Spectrum durch Schattirung nur halbwegs genau abgebildet hat, kann man bei der Darstellung durch Curven eine ganze Reihe Controllbeobachtungen anstellen. Da auch die physiologischen Chemiker diese Methode benutzen, so ist eine Vergleichung der Spectren verschiedener Beobachter möglich, während die Spectralzeichnungen, wie sie in botanischen Abhandlungen üblich sind, nicht einmal untereinander verglichen werden können und sich der Controlle entziehen. Die Hauptsache ist bei der graphischen Wiedergabe der Spectren eine möglichst genaue Angabe der Lage und des Anwachsens der Bänder. So lange die Intensität der Streifen nur durch Schätzung mit dem Auge gemessen wird, kann die Angabe derselben keine absolut genaue sein, und wenn man auch in diesem Punkt nach möglicher Genauigkeit strebt, so hat es doch keinen Sinn, durch ausführliche Hervorhebung kleiner Dunkelheitsunterschiede Anderen, mit diesen Beobachtungen nicht Vertrauten imponiren zu wollen und auf solche Differenzen Hypothesen aufzubauen.

Spectrum des Chlorophyllgrüns. Das Spectrum des lebenden Fucusblattes ist schon oben beschrieben worden. Die alkoholische Lösung, welche man aus den durch Auskochen gereinigten Fucuspflanzen erhält, giebt das Absorptionsspectrum Nr. 3 meiner Tafel. Es geht schon aus diesem Spectrogramm hervor, daß nach dem Auskochen der Pflanzen eine viel reinere Farbstofflösung erhalten wird, als durch directe Extraktion. Nr. 2 der Tafel stellt nämlich das Spectrum eines alkoholischen Auszuges aus

nicht mit Wasser ausgekochten Pflanzen dar. Hier war selbst bei Sonnenlicht Band *III* hinter *D* bei einer Schichtendicke der Lösung von 40 mm noch nicht sichtbar und auch Band *II* erschien schwach, während in der reineren Lösung alle Bänder schon bei weit dünnerer Flüssigkeitsschicht hervortraten. Es ergiebt sich daraus, wie verfehlt es ist, allein aus dem Vergleich der Dunkelheit der Bänder in verschiedenen Lösungen untereinander oder mit denen lebender Blätter die weitgehendsten Schlüsse auf chemische Veränderungen des Farbstoffes zu ziehen, denn wenn im vorliegenden Fall chemische Veränderungen vor sich gegangen wären, so könnten dieselben in beiden Modifikationen der Extraktion nur dieselben gewesen sein, während man aus dem Spectralverhalten das Gegentheil schließen müßte.

Das Spectrum des isolirten grünen Chlorophyllfarbstoffes aus Fucus vesiculosus besitzt 4 Bänder in der rothen Hälfte des Spectrums, deren Lage sich aus Nr. 4 der Tafel ergiebt. Das dunkelste erste Absorptionsband verbreitert sich bei Verstärkung der Lösungsschicht nach links bis *B* (vgl. Spectr. Nr. 5 und 4, sowie 6—8). In der violetten Spectralregion besitzt der reine Farbstoff keine Absorptionsbänder (vgl. die Spectrogramme 5 u. 6). Erst wenn man zu der Lösung des Chlorophyllgrüns die des isolirten Chlorophyllgelbs hinzumischt, treten die für das letztere charakteristischen Bänder in der violetten Spectralhälfte hinzu. Es ist also, wie ich schon in den Sitzungsberichten d. med.-phys. Ges. 1883 mittheilte, das Spectrum, welches nur im Roth Absorptionsstreifen besitzt, das allein richtige des grünen Farbstoffes der Chlorophyllkörner. Im Vergleich mit den Bändern des lebenden Fucusblattes und des gewöhnlichen alkoholischen Auszuges sind alle Bänder beim isolirten grünen Farbstoff etwas nach dem violetten Ende des Spectrums zu verschoben, ein Phänomen, welches seine Analogie im Verhalten thierischer Farbstoffe nach ihrer Isolirung aus den Geweben besitzt.

Diesem allgemeinen Spectralverhalten des Chlorophyllgrüns sind noch einige Besonderheiten beizufügen. Zunächst kommt die Natur des Lösungsmittels nicht blos bezüglich der Verschiebung der Bänder, sondern auch für die Dunkelheit und scharfe Trennung derselben in Betracht. In Ätheralkohol treten die Bänder am schärfsten hervor und bleiben auch bei Verstärkung der Flüssigkeitsschicht schärfer getrennt, als in der wässerigen Lösung. In der wässerigen Lösung dagegen fließen die Bänder allmählich bei Vergrößerung der Schichtendicke in einander. (Vgl. Spectr. Nr. 6—8.)

Ganz besonders bemerkenswerth ist aber folgende Thatsache. In der alkoholischen und ätherischen Lösung des reinen Chlorophyllfarbstoffes beobachtete ich bei starker Verdünnung der Lösung oder, was dasselbe ist, bei Verringerung der Lösungsschicht, daß der erste dunkle Absorptionsstreifen aus zwei Bändern besteht, die bei stärkerer Flüssigkeitsschicht in eins zusammenfließen. Während man in der wässerigen Lösung den ersten Absorptionsstreifen hinter *C* (entsprechend dem Bande vor *C* im lebenden

Blatt) als ein dunkles Band erblickt, zeigt das Spectrum der alkoholischen oder ätherischen Lösung in dünner Schicht an der Stelle jenes zwei Bänder von gleicher Dunkelheit, welche durch einen hellen Zwischenraum getrennt sind.

Kraus hat schon bei seinen Untersuchungen in gewöhnlichen Chlorophylllösungen diese Spaltung des ersten Bandes durch einen hellen Zwischenraum bemerkt, glaubte aber, mit Lommel, daß es eine subjective Erscheinung sei. Bei meinen ersten Beobachtungen mit Weizenchlorophyllgrün hatte ich ebenfalls bei ganz dünner Flüssigkeitsschicht die Spaltung des Bandes bemerkt, da dieselbe aber nur in alkoholischer Lösung, nicht in wässeriger auftrat, habe ich eine weitere Bestätigung dieses Factums abgewartet. Diese haben die Beobachtungen des Fucus-Chlorophyllgrüns so unzweifelhaft gebracht, daß ich behaupten kann, diese Verdoppelung oder Spaltung des ersten Bandes sei für den grünen Chlorophyllfarbstoff charakteristisch. Namentlich tritt dieses Doppelband scharf hervor, wenn man in der alkoholischen Lösung des Chlorophyllgrüns Ricinusöl auflöst. Eine Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens in verschiedenen Lösungsmitteln läßt sich heute nicht geben. Es ist aber ein neuer Beweis, wie wenig es angezeigt ist, allein auf spectroskopische Beobachtungen weitgehende Schlüsse zu bauen.[1])

Das Spectrogramm Nr. 9 der Tafel bildet das Spectrum des auf Glastafeln festgewordenen Chlorophyllgrüns ab. Dasselbe stimmt im Allgemeinen mit dem der ätherischen Lösung überein, es fällt jedoch auf, daß Band *I* nach rechts bis über *B* hinaus verbreitert ist und in seiner Lage mit dem Band *I* des lebenden Fucusblattes wieder zusammenfällt.

Spectrum des Chlorophyllgelbs. Das Absorptionsspectrum des Chlorophyllgelbs aus Fucus besitzt drei Bänder in der blauen Hälfte des Spectrums, ganz wie das Chlorophyllgelb höherer Pflanzen (Spectr. Nr. 10) und wie das des gelben Farbstoffes etiolirter Pflanzen, dessen Spectrum mit dem des normalen Chlorophyllgelbs so vollständig übereinstimmt, daß beide Farbstoffe jedenfalls identisch sind. Ich habe beobachtet, daß die Lösung des Chlorophyllgelbs in Petroläther, ohne ihre Farbe zu verändern, nach mehreren Wochen untersucht, viel schwächere Absorptionsbänder zeigt, als die frische Lösung; es kommt vor, daß ein Band vollkommen verschwindet, welcher Umstand beim 3. Band anscheinend am leichtesten eintritt. Diese Änderung des Absorptionsspectrums findet auch ohne Einwirkung des Lichtes statt. Daß durch Säurewirkung die Bänder des gelben Farbstoffes verschwinden, ist schon bei Kraus angegeben. Diese Ursache kann hier nicht in Betracht kommen, es ist aber möglich, daß schon der Sauerstoff der Luft die Ursache

1) Tschirch behauptet, daß diese Spaltung des Bandes *I* »mit aller Bestimmtheit auf eine Zersetzung hinweist«, und ich constatire hier ausdrücklich diese bestimmte Dokumentirung seiner Ansicht in Bd. I Heft 3 u. 4 p. 14 u. Heft 11 d. Ber. d. deutsch. bot. Ges., weil ich nach analogen Erfahrungen vermuthen kann, meine entgegengesetzte Ansicht in der nächsten Publikation Tschirch's ohne Citat wiederzufinden.

der Veränderung ist. Ich lasse dies dahingestellt und mache hauptsächlich auf den Umstand aufmerksam, weil bei spectroskopischen Untersuchungen auf diese Änderung des Spectrums Rücksicht zu nehmen ist.

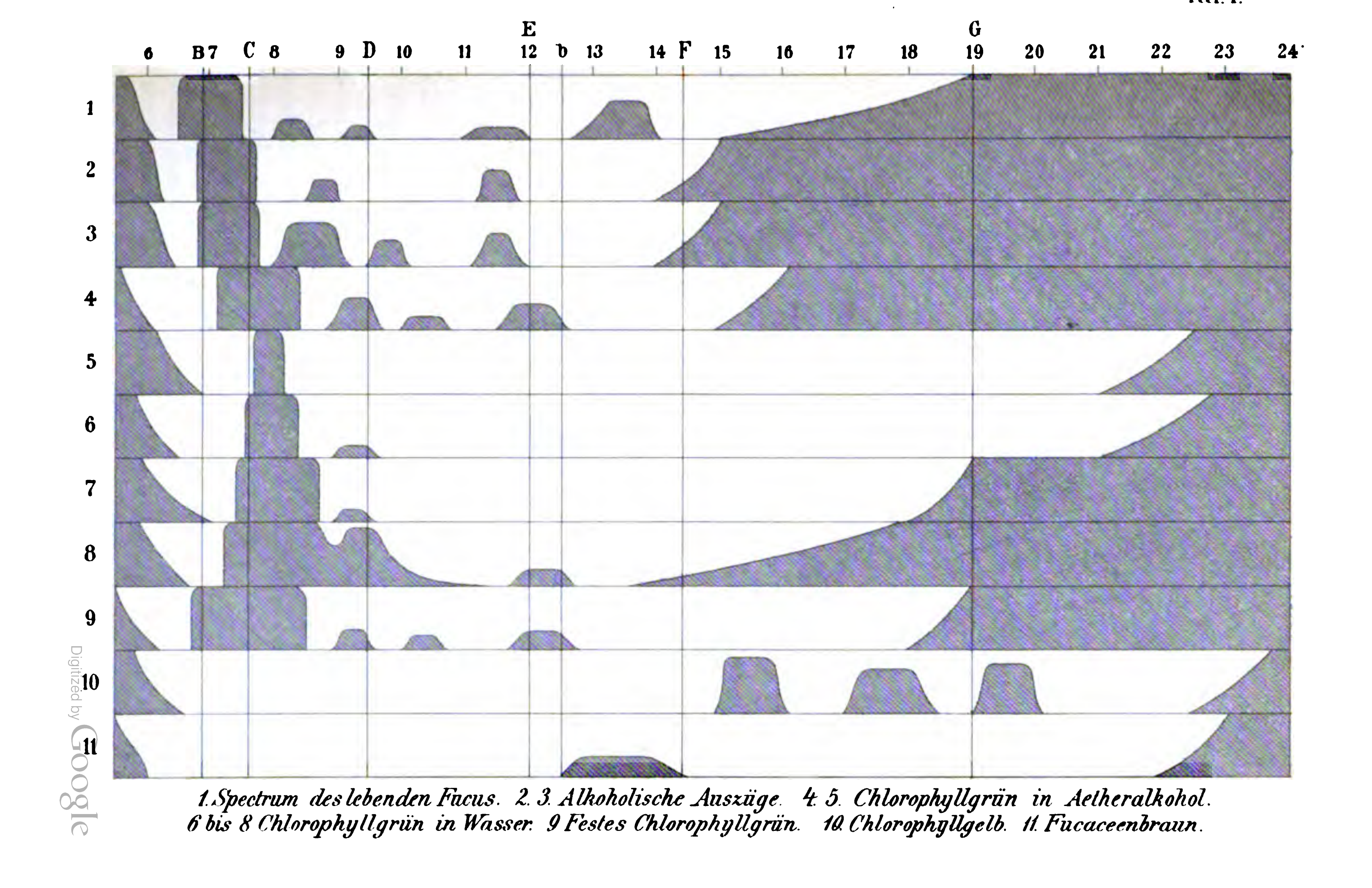
In Betreff des steten Zusammenvorkommens des Chlorophyllgrüns und Chlorophyllgelbs in den Chlorophyllkörnern begnüge ich mich damit, diese Thatsache in ihrer Allgemeinheit festgestellt zu haben und lasse mich auf Hypothesen über die genetische Beziehung beider Farbstoffe vorläufig nicht ein, da diese Frage heute noch gar nicht discutabel ist. Es ist ebenso gut möglich, daß das Chlorophyllgrün aus dem Chlorophyllgelb entsteht, wie das Gegentheil, und es ist drittens möglich, daß beide in gar keiner genetischen Beziehung zu einander stehen. Es hat keinen Sinn, sich heute schon für eine dieser Möglichkeiten zu entscheiden, da jede Meinung durch eine neue Thatsache hinfällig werden kann.

Erklärung der Spectraltafel. (Taf. 1.)

Die Lage der Absorptionsstreifen zu den Fraunhofer'schen Linien ist direkt durch ihre Stellung auf der Abcisse gegeben. Ebenso ist die Breite der Streifen direkt ablesbar. Die scharfe Begrenzung oder das allmähliche Anwachsen der Bänder ergiebt sich aus dem Verlauf, die relative Dunkelheit der Streifen aus der Höhe der Curve.

Nr. 1. Absorptionsspectrum des lebenden Fucusblattes.
» 2. Alkoholischer Auszug aus Fucus vesiculosus.
» 3. » » » mit Wasser ausgekochten Pflanzen.
» 4. Reines Chlorophyllgrün aus Fucus vesiculosus in Ätheralkohol.
» 5. » » » » » » » (dünnere Schicht).
» 6. » » » » » » Wasser (Schichtendicke 5 mm).
» 7. » » » » » » » » 10 »
» 8. » » » » » » » » 20 »
» 9. » » » » » fest.
» 10. » Chlorophyllgelb » » » in Petroläther.
» 11. Brauner Fucusfarbstoff in verdünntem Alkohol.

Wie bekannt, hat man bisher allgemein auf Grund der Angaben von Kraus, Wiesner u. a. auch dem grünen Chlorophyllfarbstoff ein Spectrum mit 7 Absorptionsbändern zugeschrieben. In der unten abgedruckten Mittheilung wurde zum ersten Mal das Spectrum des grünen und gelben Chlorophyllfarbstoffs richtig angegeben und die frühere Auffassung von Kraus berichtigt. Da ich in den späteren Publikationen von Tschirch (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 1 Heft 9 p. 166 u. Landwirthschaftl. Jahrbücher Bd. XIII p. 503) meine Beobachtungen ohne Citate acceptirt finde, so ist, um jedem Zweifel am einfachsten zu begegnen, von wem diese Beobachtungen herrühren, meine Publikation aus den Sitzungsberichten d. phys.-med. Ges. hier abgedruckt. Dieselbe ist auch zur Constatirung der Priorität einiger anderer Beobachtungen wie der speziell genannten zu benutzen.



1. Spectrum des lebenden Fucus. 2. 3. Alkoholische Auszüge. 4. 5. Chlorophyllgrün in Aetheralkohol.
6 bis 8 Chlorophyllgrün in Wasser. 9 Festes Chlorophyllgrün. 10. Chlorophyllgelb. 11. Fucaceenbraun.

A. Hansen: Über die Farbstoffe des Chlorophyllkorns.

(Aus den Sitzungsberichten der Würzburger Phys.-med. Gesellschaft. 1883.)

Aus einer noch unbeendigten Untersuchung über die Farbstoffe des Chlorophylls theile ich folgende festgestellte Thatsachen mit.

In den Chlorophyllkörnern befinden sich zwei Farbstoffe, ein gelber und ein grüner, welche ich getrennt und krystallisirt erhalten habe. Die Methode, welche ich anwendete, ist diejenige, welche Kühne in seinen Untersuchungen über die Retinafarbstoffe angegeben hat. Es stellte sich heraus, daß die Farbstoffe an Fett gebunden seien. Sie wurden von demselben durch Verseifung getrennt. Die Seife, welche durch Behandlung der alkoholischen Chlorophylllösung mit Natronlauge entsteht, hält beide Farbstoffe fest. Der gelbe Farbstoff wird durch Petroläther der Seife entzogen. Er krystallisirt aus Petroläther oder Alkohol in dunkelgelben Nadeln. Sein wechselndes Spectralverhalten in verschiedenen Lösungsmitteln (Äther, Chloroform, Schwefelkohlenstoff), seine Blaufärbung durch Schwefelsäure und Salpetersäure und Grünfärbung durch Jod-Jodkalium reihen ihn unter die Lipochrome ein. Er besitzt drei Absorptionsbänder in der blauen Hälfte des Spectrums, abgesehen von der Endabsorption.

Der grüne Farbstoff, welcher in Petroläther nicht übergeht, wird aus der Seife leicht von Äther aufgenommen. Er krystallisirte in Sphärokrystallen, welche unter dem Polarisationsapparat das bekannte Kreuz in prachtvoll grüner Farbe zeigten. Beide Farbstoffe sind nebeneinander im Chlorophyll enthalten und der gelbe nicht etwa ein durch die Verseifung erzeugtes Spaltungsprodukt. Das Spectrum des grünen Farbstoffes hat die vier Bänder in der rothen Hälfte, welche eine alkoholische Chlorophylllösung zeigt. Im Blau besitzt der grüne Farbstoff keine Bänder, absorbirt in dicker Schicht aber, wie denkbar, die blauen Strahlen. Das Spectrum der alkoholischen Chlorophylllösung entsteht durch Combination der Spectren des grünen und gelben Farbstoffes, allerdings nicht in der Weise, wie Kraus angiebt, dessen »Cyanophyll« ein Gemenge des grünen und gelben Farbstoffes ist.

Das Etiolin besitzt dasselbe Spectrum, wie der gelbe Farbstoff aus dem Chlorophyll.

Anschließend an diese Chlorophylluntersuchungen habe ich die Blüthenfarbstoffe untersucht. Es finden sich in den Blüthen einzelne Farbstoffe und Farbstoffgemische. Die Anzahl der Farbstoffe scheint nur sehr gering im Verhältniß zu der unendlichen Mannigfaltigkeit der Blumenfarben. Die gelben Farbstoffe sind Lipochrome. Ich habe sie krystallisirt erhalten aus Ranunculus, Cytisus, Rosa u. a. Sie besitzen zwei Bänder im Blau. Sie zeigen keine Bänder im Roth und keine Fluorescenz. Die von Pringsheim angeblich entdeckte Fluorescenz der gelben Farbstoffe, sowie die von dem-

selben gefundenen Bänder im Roth sind nicht vorhanden. Der Irrthum beruht darauf, daß mit Lösungen operirt wurde, die grünen Chlorophyllfarbstoff enthielten. Hr. Tschirch, welcher Pringsheim's Beobachtungen bestätigte, lieferte aus demselben Grunde unbrauchbare spectroskopische Angaben.

Der rothe Blüthenfarbstoff ist gelöst in den Zellen vorhanden. Sein Spectrum ist ein sehr breites Band zwischen *D* und *b*. Die Nüancen des rothen Farbstoffes werden oft durch gleichzeitiges Vorhandensein eines Lipochroms hervorgebracht, z. B. bei Papaver, Lilium bulbiferum etc. Die blauen und violetten Farbstoffe, ebenfalls in den Zellen in Lösung vorkommend, besitzen Bänder in der rothen Hälfte des Spectrums. Keiner dieser Farbstoffe besitzt ein dem Chlorophyll ähnliches Spectrum. Alle dies behauptenden neueren Angaben beruhen auf Verunreinigungen mit Chlorophyll. Die blauen und violetten Farbstoffe lassen sich durch Säuren in rothe überführen.

Würzburg, botan. Institut, 30. Juli 1883.

XII.

Ein Beitrag zur Kenntniss des Transpirationsstromes.

Von

Dr. A. Hansen.

Von den verschiedenen Theorien, welche in neuester Zeit über die Wasserbewegung in der Pflanze aufgestellt wurden, ist wohl die sonderbarste diejenige, welche GODLEWSKY vor Kurzem veröffentlicht hat.[1] Diese Theorie beruht auf dem, man darf wohl sagen unerwarteten Gedanken, daß die Markstrahlen des Holzes die Leitung und Bewegung des Wassers besorgten, indem durch osmotische Vorgänge, die ihrerseits wieder durch periodisch verlaufende chemische Prozesse verursacht werden, die Schwerkraft überwunden und das Wasser in den Hohlräumen des Holzes hinaufgepreßt werden soll.

Obgleich an sich vollkommen verständlich, ist diese Theorie doch so merkwürdig complizirt, daß sie wenig einleuchtend erscheinen würde, auch wenn sie nicht von vornherein mit einigen anatomischen Thatsachen in Widerspruch stände. GODLEWSKY hat nämlich vergessen, daß die Palmen und baumartigen Liliaceen gar keine Markstrahlen besitzen, und da das Problem bei diesen Pflanzen dasselbe ist, wie bei unseren Bäumen, so wird seine Theorie bei den letzteren wahrscheinlich auch nicht zutreffen.

Indem ich bezüglich der ausführlicheren Kenntnißnahme auf GODLEWSKY's Abhandlung verweise, will ich nur den Hauptpunkt der Theorie hervorheben, welcher darin besteht, daß es die lebenden, osmotisch leistungsfähigen Zellen des Holzes sein sollen, denen die Bewegung des Wassers übertragen ist.

GODLEWSKY hat seine Theorie durch keinen Versuch begründet und mußte, da ich vor der Publication seiner Abhandlung Gelegenheit hatte, persönlich mit ihm über seine Ansichten zu sprechen, schon damals zugeben, daß ein einziger Versuch, welcher beweise, daß Holz auch dann noch Wasser leite, wenn die Parenchymzellen desselben nicht mehr lebendig seien, seine ganze Theorie unhaltbar machen würde. Solche Versuche

---

1) GODLEWSKY, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. XV, Heft 4.

hatte ich nämlich gerade damals auf Sachs' Anrathen begonnen, freilich nicht, um Godlewsky's Speculationen zu widerlegen.

Diese Versuche über Wasserleitungsvermögen gekochten Holzes (wodurch also jede Mitwirkung lebender Zellen ausgeschlossen wird) wurden in folgender Weise angestellt.

Das untere Ende daumendicker beblätterter Zweige wurde bis zu einer Höhe von 15 cm entrindet und eine halbe Stunde in Wasser gekocht. Mit dem gekochten Holzende wurden die so vorbereiteten Zweige in Cylinder mit gewöhnlichem Wasser gestellt, eine unmittelbare Verdunstung des Wassers aus dem Cylinder durch Korkverschluß verhindert. Die Menge des vom Zweige transpirirten Wassers wurde volumetrisch bestimmt.

Versuch I.

Von zwei ansehnlichen, reichbeblätterten Pappelzweigen, von denen der eine wie angegeben vorbereitet war, sog der Zweig mit gekochtem Holz (also mit getödteten Markstrahlen) in fast 4 Tagen 648 ccm Wasser[1]) und die Blätter blieben vollkommen frisch. Der andere zum Vergleich verwendete Ast mit lebendem Holz nahm unerwarteter Weise in derselben Zeit nur 184 ccm Wasser auf, was nicht hinreichte, die Transpiration der Blätter zu decken. Die folgende Tabelle giebt eine Übersicht über den Verlauf des Versuches.

		Gekochtes Holz.	Normales Holz.	
Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge	Transpirirte Wassermenge	Bemerkungen
17/7.	9 Uhr Vm. – 5 » Nm.	94 ccm	42 ccm	
18/7.	7 » Vm.	80 »	44 »	Gipfel welkt.
	5 » Nm.	110 »	24 »	
19/7.	7 » Vm.	52 »	18 »	Blätter welken.
	4 » Nm.	94 »	14 »	
20/7.	7 » Vm.	92 »	18 »	
21/7.	5 » Nm.	126 »	24 »	Untere Blätter vertrocknet.
Gesammtmenge in 80 Stunden		648 ccm	184 ccm	

Bei einem zweiten Versuche wurde ein Pappelast folgender Form verwendet. Ein starker Ast von 6 cm Durchmesser, welcher einen kräftigen Seitenzweig trug, wurde oberhalb des Seitenzweiges abgeschnitten und so zu einem Cylinder von 20 cm Länge verkürzt. Dies kurze Stück, welches nun den Seitenzweig trug, wurde $^3/_4$ Stunden lang in Wasser gekocht und dann in frisches Wasser gestellt. Der beblätterte Seitenzweig mußte alles Wasser durch den entrindeten gekochten Holzcylinder aufnehmen. Der

1) In der vorläufigen Mittheilung in den Sitzungsberichten der phys.-med. Ges. zu Würzburg 1884 sind durch Druckfehler an mehreren Stellen die aufgenommenen Wassermengen zu klein angegeben.

transpirirende Seitenzweig nahm durch Vermittelung des getödteten Holzes in 72 Stunden 426 ccm Wasser auf, wobei die Blätter frisch blieben.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
17/7.	11 Uhr Vm.	
18/7.	7 » Nm.	230 ccm
19/7.	11 » Vm.	110 »
20/7.	11 » Vm.	86 »

Gesammtmenge in 72 Stunden 426 ccm

Ein Vergleichsast von derselben Form und Größe mit lebendigem Holz sog nur 184 ccm in derselben Zeit und welkte in Folge dessen am 21. Juli, während der Ast mit gekochtem Holz noch am 25. Juli frisch war.

Auffallender Weise haben in den beiden mitgetheilten Versuchen die nicht gekochten Zweige viel weniger Wasser aufgenommen, was auf die Vermuthung führen könnte, daß durch die angegebene Procedur die Leitungsfähigkeit des Holzes sogar zeitweilig gesteigert werden kann, eine Frage, welche ich weiter zu verfolgen gedenke.

Die mitgetheilten Versuche entscheiden über die Frage, ob Holz ohne lebende Markstrahlen noch Wasser leiten könne, mithin auch über die Theorie Godlewsky's. Andere Folgerungen sollen einstweilen aus den Versuchen hier nicht gezogen werden.

Im Anschluß an dieselben möge jedoch noch eine andere Reihe von Versuchen hier Platz finden, welche mit durch Kochen getödteten Wurzeln angestellt wurden und das Resultat ergaben, daß Pflanzen im Stande sind, noch tagelang mit ihren todten Wurzeln Wasser aufzunehmen und zwar nicht nur, wenn man sie nach der Tödtung in Wasser stellt, sondern sogar aus mäßig feuchter Erde. Die Möglichkeit, daß Pflanzen tagelang mit todten Wurzeln ihre Transpiration decken, wirft ein Licht auf den schon längst von Sachs als solchen gekennzeichneten, in neuerer Zeit wieder hervorgesuchten Irrthum, daß der Wurzeldruck, welchen man an abgeschnittenen Pflanzen beobachtet, auch in der normalen Pflanze bei der Bewegung des Transpirationsstromes mitwirke.

Diesen Irrthum hat auch Godlewsky nicht vermieden, indem er dem Wurzeldruck eine wesentliche Rolle bei der Wasserbewegung in nicht verholzten Pflanzen zuertheilt. Auf diese letzteren dehnt nämlich Godlewsky merkwürdiger Weise seine Theorie nicht aus, obgleich doch gerade die krautigen Pflanzen vorzugsweise aus osmotisch wirksamem Zellgewebe bestehen. Es heißt l. c. p. 621: »Ob auch bei den Krautpflanzen die osmotischen Wirkungen in den oberirdischen Pflanzentheilen mitwirken, mag dahingestellt werden, soviel will ich nur bemerken, daß diese Mitwirkung keine logische Nothwendigkeit hier ist. Die durch Transpiration in

den Gefäßen[1]) hervorgerufene Saugung mit der Wurzelkraft zusammengenommen, können hier vollständig ausreichen.«

Ohne im Einzelnen auf die in diesen Sätzen ausgesprochenen Meinungen eingehen zu wollen, hat es den Anschein, als ob Godlewsky die Transpiration selbst für eine Kraft hielte, obgleich es sich doch darum handelt, die Kraft, welche den Transpirationsstrom bewegt, erst aufzufinden. Schon vorher, p. 592 in seiner Abhandlung, spricht Godlewsky von der Transpirationssaugung als einer Kraft.

Von diesem offenbaren Quidproquo absehend, soll hier nur auf die Wurzelkraft Rücksicht genommen werden, da ich gegen dieselbe einige entscheidende Versuche anführen kann.

Versuche mit getödteten Wurzeln.

Ich habe 1) die Wurzeln kräftiger Topfpflanzen nach dem Austopfen von Erde befreit und durch eine halbe Stunde langes Verweilenlassen in Wasser von 70°—80° getödtet. Darauf wurde die Pflanze mit ihren Wurzeln in Cylinder mit frischem Wasser gesetzt und durch einen durchbohrten Kork die obere Cylinderöffnung verschlossen und zugleich die Pflanze befestigt. 2) habe ich in Nährlösung erzogene Pflanzen zu denselben Versuchen verwendet, und endlich wurden 3) auch die Wurzeln von Topfpflanzen in der Erde durch 1—2stündiges Erhitzen auf 65°—70° C. getödtet und die nachträgliche Transpiration bestimmt.

I. Versuche mit ausgetopften Pflanzen.

Die transpirirte Wassermenge wurde volumetrisch bestimmt.

1. Eine Tabakpflanze sog mit getödteten Wurzeln in ca. 2 Tagen 402 ccm Wasser, ohne zu welken. Die Pflanze stand im Freien vor einem Ostfenster und hatte vom frühen Morgen bis 11 Uhr Vormittags Sonne.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
10/7.	12 Uhr Mitt.	
	4 » Nm.	46 ccm
	6 » »	20 »
	8 » »	30 »
11/7.	6 » Mrg.	56 »
	8 » »	36 »
	10 » »	48 »
	4 » Nm.	126 »
	6 » »	26 »
12/7.	7 » Mrg.	14 »
Im Ganzen in 43 Stunden		402 ccm

Am 12. Juli hörte die Wasseraufnahme auf, bis zum 13. Juli Morgens 7 Uhr waren nur wenige Cubikcentimeter transpirirt. Die Pflanze welkte

1) Dieselben sind zur Zeit der Transpiration bekanntlich leer, wie längst durch Höhnel und Sachs experimentell festgestellt ist.

und starb bis zum 16. Juli ab. Die Wurzeln wurden untersucht, zeigten aber keine Spur von Fäulniß.

2. Eine Tabakpflanze sog mit getödteten Wurzeln in 50 Stunden 506 ccm Wasser und blieb frisch. Die Pflanze stand im Freien vor dem Ostfenster.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
11/7.	9 Uhr Vm.	
	4 » Nm.	128 ccm
12/7.	7 » Mrg.	110 »
	11 » Vm.	96 »
	5 » Nm.	116 »
13/7.	11 » Vm.	56 »
Im Ganzen in 50 Stunden		506 ccm

3. Von 2 Tabakpflanzen sog die eine mit getödteten Wurzeln in 3 Tagen 288 ccm Wasser und blieb frisch, die andere mit lebenden Wurzeln in derselben Zeit 358 ccm.

4. Ein Exemplar von Dipsacus fullonum nahm mit seinen getödteten Wurzeln in 159 Stunden 1164 ccm Wasser auf und blieb frisch.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
10/7.	4 Uhr Nm.	
11/7.	7 » Mrg.	40 ccm
	4 » Nm.	136 »
	6 » »	36 »
12/7.	7 » Mrg.	32 »
	11 » Vm.	68 »
	5 » Nm.	100 »
13/7.	9 » Mrg.	40 »
	6 » Abd.	150 »
	8 » »	80 »
14/7.	7 » Mrg.	36 »
	6 » Abd.	60 »
15/7.	7 » Mrg.	46 »
	12 » Mitt.	90 »
	3 » Nm.	40 »
	6 » Abd.	36 »
16/7.	7 » Mrg.	46 »
	12 » Mitt.	38 »
	3 » Nm.	34 »
17/7.	7 » Mrg.	56 »
Im Ganzen in 159 Stunden		1164 ccm

Ein anderes Exemplar mit lebenden Wurzeln sog in derselben Zeit 1190 ccm, ließ jedoch schon am 16. Juli den Gipfel etwas hängen. Am 17. Juli hörte die Pflanze ganz auf, Wasser aufzunehmen. Die Pflanze mit getödteten Wurzeln blieb noch 10 weitere Tage frisch, während welcher Zeit 5 Blüthenköpfe aufblühten. Trotz des langen Verweilens der getödteten Wurzeln in Wasser faulten dieselben nicht. Vorhandene Bacterien waren durch das heiße Wasser mit getödtet und lebende offenbar während des Versuchs nicht eingedrungen.

II. Versuche mit Wasserculturen.

Die Pflanzen waren, obgleich gut beblättert, kleiner als die im Freien erwachsenen Topfpflanzen.

Die Bestimmung der transpirirten Wassermenge erfolgte volumetrisch.

1. Eine Tabakpflanze sog nach Tödtung ihrer Wurzeln in 31 Stunden 94 ccm Wasser, ohne zu welken.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
25/7.	12 Uhr Mitt.	
26/7.	12 » »	72 ccm
»	7 » Abd.	22 »
Im Ganzen in 31 Stunden		94 ccm

Am 27. Juli Morgens 7 Uhr hatte die Wasseraufnahme aufgehört, die untersten Blätter waren etwas welk, im Laufe des Tages welkten alle Blätter, der blühende Gipfel blieb frisch.

2. Eine Bohne sog mit getödteten Wurzeln in 31 Stunden 64 ccm Wasser, ohne zu welken.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
25/7.	12 Uhr Mitt.	
26/7.	12 » »	38 ccm
»	7 » Abd.	26 »
Im Ganzen in 31 Stunden		64 ccm

Am 27. Juli wurde die Wasseraufnahme ganz gering und die Blätter begannen zu welken.

3. Eine Maispflanze sog mit getödteten Wurzeln in 52 Stunden 55 ccm Wasser und blieb frisch.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
28/7.	11 Uhr Vm.	
29/7.	7 » Mrg.	32,5 ccm
»	3 » Nm.	22,5 »
Im Ganzen in 52 Stunden		55 ccm

Am 29. Juli begannen die Spitzen der Blätter mit Ausnahme der jüngsten zu vertrocknen, doch nahmen die Wurzeln noch bis zum 1. August Morgens 7 Uhr 32 ccm Wasser auf.

Bei den Wasserculturen war, wie der Vergleich ergiebt, die Wasseraufnahme der Pflanzen durch getödtete Wurzeln weder so lange andauernd noch so reichlich, wie bei den ausgetopften Pflanzen. Das ist aber erklärlich, da sowohl die Blattfläche geringer, als auch die Wurzelsysteme der

Wasserculturen an Größe nicht mit denen der ausgetopften Pflanzen zu vergleichen waren und bei den letzteren die Ausbildung der wasserleitenden Stränge eine ganz andere sein mußte, als bei den von Anfang an in Nährlösung erwachsenen Wurzeln.

III. Versuche mit Topfpflanzen.

Die Wurzeln der Topfpflanzen wurden in der Erde getödtet, indem der Blumentopf in einen SACHS'schen Wärmtopf gesetzt und so lange erwärmt wurde, bis die Temperatur der Erde auf 65°—70° gestiegen. Diese Temperatur wurde eine Stunde (bei großen Töpfen 2 Stunden) constant erhalten. Die Temperatur wurde mit zwei nahe der Blumentopfwand und in der Mitte des Topfes in die Erde eingesteckten Thermometern bestimmt. Gegen die ausstrahlende Wärme des Wärmtopfes wurden die Blätter der Pflanze durch in einiger Höhe über dem Wärmtopf eingeschobene große halbirte und durch einen Ausschnitt den Stamm umschließende Deckel von starker Pappe geschützt. Vor dem Erhitzen wurden die Töpfe begossen. Die mit diesen Pflanzen angestellten Versuche bestätigten die Vermuthung, daß getödtete Wurzeln auch noch aus feuchter Erde einige Tage lang den für ihre Transpiration nöthigen Wasserbedarf aufnehmen.

Die Menge des transpirirten Wassers wurde durch Wägung bestimmt. Bei kleineren Töpfen durch den Gewichtverlust der in Stanniol fest eingewickelten und um den Stamm ebenfalls sorgfältig mit Stanniol bedeckten Töpfe. Bei größeren Töpfen wurde der beblätterte Stamm unter eine große Glasglocke geführt, welche auf einem der im hiesigen Laboratorium gebräuchlichen Eisengestelle placirt und unten durch halbirte, mit ihrer Durchbohrung den Stamm umfassende Glasteller abgeschlossen war. Die Fugen wurden in geeigneter Weise verschlossen. Das in den abgeschlossenen Raum verdunstende Transpirationswasser wurde durch Schwefelsäure absorbirt und die Menge desselben durch Wägung bestimmt.

1. Pittosporum floribundum.

Die Wurzeln wurden in der Erde 1 Stunde auf 70° erhitzt. Die Pflanze blieb vom 14. bis zum 18. Juni frisch. Die Gewichtsbestimmung geschah durch Wägung des Topfes.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
14/6.	11 Uhr Vm.	
	5 » Nm.	12 g
15/6.	8 » Mrg.	18 »
	5 » Nm.	15 »
16/6.	7 » Mrg.	14 »
	5 » Nm.	15 »
17/6.	7 » Mrg.	8 »
	7 » Abd.	10 »
In 80 Stunden		87 g

Über Nacht vom 17. bis zum 18. Juni ließ die Pflanze alle Blätter hängen und ging zu Grunde.

2. Digitalis purpurea (1).

Die Erde des Blumentopfes 1 Stunde auf 65°—70° erhitzt. Gewichtsbestimmung durch Absorption mit Schwefelsäure.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge
18/6.	7 Uhr Abd.	
19/6.	7 » Mrg.	9 g
	5 » Nm.	10 »
20/6.	7 » Mrg.	9,4 »
	5 » Nm.	7,5 »
In 46 Stunden		35,9 g

Bis zum 20. Juni blieben die Blätter frisch, am 21. Juni vertrockneten die unteren Blätter, am nächsten Tage die oberen, der blühende Gipfel blieb noch bis zum 23. Juni frisch.

3. Nicotiana Tabacum.

Pflanze mit 6 größeren und 11 kleineren Blättern.

Die Erde des Topfes 1 Stunde auf 70° erhitzt. Gewichtsbestimmung durch Absorption mit Schwefelsäure.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge	Bemerkungen
28/6.	3 Uhr Nm.		
29/6.	4 » »	28 g	
30/6.	3 » »	42 »	
1/7.	7 » Mrg.	18 »	
	7 » Abd.	19,5 »	Eintritt feuchten kühlen Wetters.
2/7.	7 » Mrg.	5,4 »	
	7 » Abd.	8,2 »	
3/7.	7 » Mrg.	6,1 »	
Im Ganzen in 112 Stunden		127,2 g	

Bis zum 3. Juli blieb die Pflanze vollkommen frisch. Am 3. Juli begannen die Blätter etwas zu welken, die jüngsten am Gipfel des Hauptsprosses und eines Seitensprosses waren noch frisch.

4. Helianthus annuus.

Pflanze mit 10 mittelgroßen Blättern. Die Erde des Topfes 2 Stunden auf 70° erhitzt. Gewichtsbestimmung durch Absorption mit Schwefelsäure.

Datum	Tageszeit	Transpirirte Wassermenge	Bemerkungen
30/6.	1 Uhr Nm.		
1/7.	7 » Mrg.	19 g	
	7 » Abd.	6,5 »	Eintritt trüben kühlen Wetters.
2/7.	7 » Mrg.	6 »	
	7 » Abd.	5,5 »	
3/7.	7 » Mrg.	7,7 »	Warmes sonniges Wetter.
4/7.	7 » »	28,1 »	
Im Ganzen in 90 Stunden		72,8 g	

Beim Abschluß des Versuches war die Pflanze noch vollkommen frisch, begann erst am Morgen des 4. Juli zu welken. Da die Sonnenrose gerade sehr empfindlich gegen Wassermangel ist, so ist ein Resultat mit dieser Pflanze besonders bemerkenswerth.

Ich habe mich nach der Beendigung der Versuche mit in der Erde getödteten Wurzeln stets von dem Zustande der Wurzeln überzeugt, sodaß kein Zweifel vorhanden ist, daß die Wurzeln völlig todt waren. Von einer Turgescenz war nicht mehr die Rede, alles Parenchym war collabirt und ließ sich leicht vom centralen Gefäßbündelcylinder abstreifen. So stellten dann die Wurzeln nur noch dünne, aus lauter Zellmembranen bestehende Fäden dar, in denen osmotische Vorgänge nicht mehr stattfinden konnten. Das Wasser kann also nur durch Imbibition der Zellhäute aus der feuchten Erde aufgenommen worden sein, eine Thatsache, welche die von Sachs schon 1873 im Lehrbuch ausgesprochene Allgemeinheit aller Wasserbewegung in den Zellwänden bestätigt, da in den mitgetheilten Versuchen mit getödteten Wurzeln keine andere Möglichkeit vorhanden ist, als daß das Wasser durch Imbibition aufgenommen und in den Zellwänden fortbewegt wurde.

Die Wassermengen, welche die getödteten Wurzeln aus der Erde aufgenommen haben, sind in allen Fällen geringer gewesen, als wenn den getödteten Wurzeln, wie in der ersten Versuchsreihe, flüssiges Wasser geboten wurde. Es bedarf einer besonderen Untersuchung, die Ursache dafür anzugeben. Jedoch ist zu bemerken, daß bei den in Erde gelassenen Pflanzen die Transpiration der Blätter durch die Versuchsanordnung herabgesetzt war. Durch die Anstellung der zuletzt mitgetheilten Versuche im Laboratorium und das Bedecken der Pflanzen mit Glasglocken konnte die Transpiration ganz besonders bei der Sonnenrose, einer echten Sonnenpflanze, nicht so ausgiebig sein, als bei den Pflanzen der ersten Versuchsreihe, welche im Freien standen und hellerer Beleuchtung, sowie dem Winde ausgesetzt waren. Außerdem war, wie aus den Tabellen ersichtlich, gerade nach Beginn der letzten Versuche sehr feuchtes, kühles Wetter eingetreten.

Übrigens kommt darauf eigentlich nichts an. Es handelt sich bei der vorliegenden Frage ja nicht darum, ob getödtete Wurzeln noch in ganz normaler Form den Transpirationsstrom fortleiten, vielmehr genügt uns die Thatsache, daß getödtete Wurzeln überhaupt im Stande sind, soviel Wasser aufzunehmen und fortzuleiten, als bei mäßiger Transpirationsthätigkeit der Blätter nöthig ist.

Die Schlüsse aus diesen Versuchen mit getödteten Wurzeln ergeben sich von selbst. Die Annahme einer Mitwirkung der Wurzelkraft ist bei den Versuchspflanzen ausgeschlossen, dennoch blieben dieselben tagelang vollkommen frisch und nahmen beträchtliche Quantitäten Wasser mit Hülfe der getödteten Wurzeln auf. Wenn es überhaupt noch eines Beweises bedürfte, daß der Wurzeldruck für die Transpiration gar nicht existirt, so ist derselbe durch meine Versuche erbracht. Indessen sind die von de Vries

(Arb. des bot. Instituts z. Würzburg Bd. I p. 287) publicirten Versuche von Sachs schon vollkommen durchschlagend und das Merkwürdige ist nur, daß de Vries selbst die genau auf das Gegentheil hinauslaufenden und wie es scheint auf gänzlicher Unkenntniß dieser Thatsachen beruhenden Ansichten Godlewsky's in einer neuen Publication (Bot. Zeitg. 1885 Nr. 1) als klare Darstellungen bezeichnen konnte, mit denen er völlig übereinstimme.

Die beiden Versuchsreihen, welche ich hier veröffentlicht habe, sowohl die mit gekochtem Holz als diejenigen mit getödteten Wurzeln, widerlegen Godlewsky's Theorie, daß die Osmose eine wesentliche Rolle bei der Transpirationsbewegung spiele, und wenn man die Auffrischung dieses alten Irrthums als Theorie bezeichnen will, so ist damit die letzte derjenigen beseitigt, welche im Glauben an die Unzulänglichkeit der Imbibitionstheorie in letzter Zeit aufgestellt wurden. Dadurch sind die absoluten Gegner der Imbibitionstheorie freilich genöthigt, sich für die nächste Zeit ohne jede Theorie der Transpirationsströmung zurechtzufinden. Mit dem Nachweise, daß die Markstrahlen und das Holzparenchym bei der Bewegung des Transpirationswassers nicht betheiligt sind, finden die Versuche, neue Gewebeelemente des Holzes zur Erklärung der Wasserbewegung heranzuziehen, ihren Abschluß, und da die Gefäße schon wegen ihres Fehlens bei den Coniferen für den Transpirationsstrom nicht in Betracht kommen, so dürften die allerdings kaum begreiflichen Zweifel einiger Autoren, daß die Holzfasern allein das Wasser leiten, beseitigt sein.

Gegenüber den Mißerfolgen aller anderen Theorien, welche daher rühren, daß dieselben vom anatomischen Bau des Holzes nicht loskommen konnten, ist die Imbibitionstheorie in der glücklichen Lage, von den mikroskopisch sichtbaren anatomischen Verhältnissen ganz unabhängig zu sein, und besitzt, da sie blos auf den Eigenschaften verholzter Zellwände basirt, ganz allgemeine Gültigkeit für alle Pflanzen, welche solche enthalten.[1])

---

1) In einer Abhandlung »une expérience de cours sur la diffusion« (Extrait des Arch. Néerland. T. 20) zeigt de Vries, wie langsam die Diffusion gelöster Stoffe in Gallerte ist, um darauf hinzuweisen, daß die Geschwindigkeit der Wasserbewegung im Holz eine bei weitem größere sei, wodurch anscheinend die Imbibitionstheorie von Sachs widerlegt werden soll. de Vries läßt vollständig außer Acht, daß Sachs seit langer Zeit wiederholt darauf hingewiesen und durch schlagende Experimente bewiesen hat, daß das Holz vermöge seiner specifischen Organisation allein die Eigenschaft besitzt, imbibirtes Wasser rasch fortzuleiten, im geraden Gegensatz zu anderen imbibirenden Substanzen. (Über die Porosität des Holzes p. 315.) Der ganze Nachdruck der Imbibitionstheorie liegt gerade darauf, und wenn de Vries aus der Diffusion innerhalb der Gelatine einen Beweis gegen die Sachs'sche Imbibitionstheorie herleitet, so ist es Pflicht für ihn, nun seinerseits auch zu beweisen, daß die Holzzellwände thatsächlich aus »gelée« bestehen.

XIII.

Über die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben.

Von

Dr. **Fritz Noll.**

II. Theil.[1])

(Mit 8 Holzschnitten.)

Im ersten Theil dieses Aufsatzes wurde zunächst gezeigt, daß die große Mehrzahl der monosymmetrischen Blüthen zu den ausgeprägt dorsiventralen Gebilden gehört. Nur ein kleiner Theil derselben, welcher als unwesentlich-zygomorph bezeichnet wurde, vereinigt mit der monosymmetrischen Ausbildung nicht auch zugleich physiologische Dorsiventralität. Alle anderen zygomorphen Blüthen führen, wenn sie in abnorme Lagen gebracht werden, sehr energische Bewegungen aus, um die Dorsalseite auf kürzestem Wege wieder oben hin zu bringen. Es geschieht dies in der Regel durch Torsionen des Blüthenstiels oder der, letzteren vertretenden Organe (wie durch unterständige Fruchtknoten oder durch die Kronröhre selbst).

Wir hatten es uns dann zur näheren Aufgabe gemacht, die Art und Weise zu studiren, auf welche diese Torsionen entstehen. Die kritische Betrachtung der Meinungen, welche bisher über die Mechanik dieser eigenthümlichen Bewegungsform geäußert wurden, ergab nämlich, daß dieselben nicht ausreichen, um alle thatsächlich zu beobachtenden Erscheinungen zu erklären, daß sie insbesondere einen Cardinalpunkt, nämlich die Orientirung auf dem kürzesten Wege, ganz unaufgeklärt lassen. Es wurde deshalb an der Hand genauer Beobachtung und unter Anstellung neuer Versuche nach einer anderen Erklärungsweise gesucht. Dabei ergab sich das Resultat, daß Kräfte, welche sich in einer einzigen Richtung geltend machen, wie Schwerkraft und Licht, niemals allein Orientirungs-Torsionen hervorrufen, sondern daß solche immer erst aus der Kombination zweier oder mehrerer solcher Faktoren entstehen.

1) Der I. Theil ist erschienen im II. Heft des dritten Bandes der Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg. 1885.

Die wichtigste Orientirung dorsiventraler Gebilde, diejenige gegen die Schwerkraft, erfolgt in durchaus genügender Weise schon durch geotropische einfache Krümmung, welche meist von der, bei zygomorphen Blüthen sehr allgemein verbreiteten Epinastie modifizirt wird.

Wenn es sich lediglich um die normale Lage zum Erdradius handeln würde, dann hätten vorher invers gestellte Blüthen mit der Vollendung ihrer geotropischen Mediankrümmung, welche keinerlei Torsion hervorruft, das Endziel ihrer Bewegung schon erreicht. Wir haben aber gesehen, daß bei vielen Blüthen neben der Orientirung gegen den Horizont noch eine solche gegen das Licht oder aber bezüglich der eigenen Mutteraxe in's Spiel kommt. Der Natur der Sache nach werden diese spezielleren Richtungsbewegungen, die heliotropische und die »exotropische«, vorzugsweise durch Längendifferenzen von Seitenkanten ausgeführt; sie wurden deshalb als Lateralbewegungen bezeichnet. Erst mit der Ausführung der Lateralbewegung ist bei vorliegender Mediankrümmung dann nothwendig eine Torsion verknüpft, zumal, wenn die normale Stellung der Symmetrale durch Geotropismus und Epinastie erhalten und garantirt wird. — Zu Experimenten waren bisher ausschließlich Pflanzen verwandt worden, deren zygomorphe Blüthen an der Mutteraxe in normaler Weise angelegt werden und sich an aufrechten Trieben demgemäß von vornherein in der Normalstellung entwickeln.

Es wurde aber schon darauf hingewiesen, daß nicht alle zygomorphen Blüthen diesen Vorzug genießen, und wir wollen uns in Folgendem gerade mit Pflanzen beschäftigen, deren Blüthensymmetrale ursprünglich schief oder quer steht oder deren Blüthen gar invers ausgebildet werden. Derlei Verhältnisse finden sich in der Natur keineswegs selten. Bei den Solanaceen, manchen Asperifoliaceen, bei den Sapindaceen, Malpighiaceen, Vochysiaceen und Trigoniaceen steht die Symmetrieebene, welche zugleich die Dorsiventralität bestimmt, ursprünglich schief zur Richtung der Mutteraxe; bei den Solanaceen, den Malpighiaceen und Trigoniaceen um 36°, bei den Sapindaceen, den Vochysiaceen und den betreffenden Asperifoliaceen um 72° verschoben. Die Familie der Fumariaceen ist die einzige, welche Repräsentanten mit querer Zygomorphie aufweist, wo also die Symmetrale — aufrechte Infloreszenzaxen vorausgesetzt — horizontal angelegt wird. Am sonderbarsten gestalten sich die Verhältnisse dann bei den Lobeliaceen, den Balsaminaceen, den meisten Orchideen und vereinzelten Gattungen und Arten anderer Familien, bei welchen die Blüthen geradezu verkehrt, mit dem endgiltigen physiologischen Scheitel nach unten angelegt werden.

Woher es kommt, daß die Zygomorphie dieser Blüthen in der Anlage nicht mit ihrer normalen Stellung im Einklange steht, das zu untersuchen, liegt weniger in der hier gestellten Aufgabe und würde theilweise zu Problemen führen, die noch völlig außerhalb einer auf Erfahrung gegründeten

Diskussion liegen. Wo, wie bei den Fumariaceen und Orchideen sich aber irgend ein Weg zeigte, dieser räthselhaften Erscheinung auch nur oberflächlich näher zu treten, da habe ich es doch, so weit als zulässig, wenigstens einmal versucht. Es ist immerhin möglich, daß noch andere Verhältnisse gefunden werden, welche auf dieselben dabei in's Auge gefassten Punkte hindeuten — und in dieser Hinsicht haben derartige Erörterungen, wenn auch zunächst auf hypothetischer Basis stehend, doch wohl eine gewisse Berechtigung. Auch glaube ich eine mehr theoretische Betrachtung der vorliegenden höchst merkwürdigen Verhältnisse nicht ganz vernachlässigen zu dürfen, obgleich meine eigentliche Aufgabe hier auf dem Gebiete des exakten Experimentes liegt.

Bevor nun die Bewegungen der eben erwähnten schief oder quer symmetrischen Blüthen betrachtet werden, wird es sich empfehlen, die dabei in Betracht zu ziehenden Dinge zunächst einmal rein sachlich, von mechanischem Gesichtspunkt aus zu beleuchten. Jeder mit der Vorstellung räumlicher Verhältnisse nicht genügend vertraute Leser wird dabei gut thun, die oft etwas komplizirt sich lesenden, im Grunde aber einfachen Dinge, auf die es hier ankommt, an einem Modell sich klar zu machen.

Bezüglich der schräg oder horizontal gelegten zygomorphen Blüthen wurde oben nur die Thatsache beiläufig erwähnt, daß auch sie sich mit Hilfe von Krümmungen und Torsionen in die Normallage zurückfinden. In welcher Weise dieses geschieht, wollen wir einmal an einem möglichst einfachen Beispiel nachsehen. Wir setzen dazu eine zygomorphe Blüthe voraus, deren Symmetrale median angelegt ist und deren Blüthenstiel horizontal steht, also den »Zenithwinkel« 90° anzunehmen sucht. Die Symmetrale einer solchen Blüthe sei dann durch geeignetes Umlegen der Mutteraxe horizontal gestellt worden, in der Weise, daß der Blüthenstiel seine normale horizontale Lage beibehalten hat. Die ganze Veränderung in der Stellung der Blüthe beschränkt sich also auf eine Umdrehung des Blüthenstiels um seine eigene Axe in der Bogengröße von 90°, so daß durch das Umwenden der Mutteraxe nun eine, z. B. die linke Flanke des Stiels unten liegt. Ein radiäres Organ würde auf eine derartige Veränderung überhaupt nicht reagiren. Ist das Gebilde jedoch, wie in unserem Falle, dorsiventral, so wirkt nun trotz der horizontalen Lage des Blüthenstiels der Geotropismus so lange auf die Unterseite (linke Flanke) des Blüthenstiels, wachsthumsfördernd ein, bis die Symmetrale der Blüthe wieder in senkrechte Ebene gestellt ist. Dies tritt ein, wenn die Blüthenaxe selbst aufrecht gerichtet, also um 90° gehoben ist, wobei der Blüthenstiel in einem Bogen aufwärts gekrümmt ist. In zweiter Linie tritt dann die Erscheinung ein, daß das senkrecht emporgerichtete Organ-Ende wieder in seinen normalen Zenithwinkel eingeführt wird, und dies geschieht durch Wachsthumsförderung der Dorsalseite, also mit Hilfe deren Epinastie, so daß

die Dorsalseite bei diesem Vorgang oben hin gelangt. Die Ebene, in welcher diese zweite Bewegung vor sich geht, steht natürlich in unserem Falle senkrecht auf derjenigen, in welcher die Vertikalbewegung durch geotropische Förderung der linken Flanke ausgeführt wurde. Wird dabei die Symmetrale der Blüthe trotz des bogenförmigen Verlaufes der Dorsalseite in senkrechter Ebene erhalten, so tritt mit der Einführung des Blüthenstiels aus seiner Vertikalstellung in die horizontale Lage allmählich eine Torsion um 90° auf. An dieser Torsion ändert die eventuell später auftretende exotropische Lateralbewegung, welche den Blüthenstiel von der Hauptaxe wieder geradeab richtet, nichts mehr, sie gleicht nur die Krümmung innerhalb der Horizontalebene aus. Überhaupt muß bei diesen Betrachtungen daran festgehalten werden, daß Bewegungen, innerhalb der Krümmungsebene ausgeführt, wohl Richtungsänderungen, nicht aber Torsionen im Gefolge haben. Letztere treten erst dann ein, wenn das bogig gekrümmte dorsiventrale Organ Schwenkungen in einer anderen als seiner Krümmungsebene ausführt.

Nach stattgehabter exotropischer Bewegung ist der Effekt aller einzelnen Bewegungen natürlich derselbe, als ob das Organ an Ort und Stelle um 90° linksum torquirt worden wäre. Der hier in seine verschiedenen Componenten zerlegte Orientirungsvorgang, wie er sich bei einzelnen besonders günstigen Versuchsobjekten (Aconitum, Linaria cymbalaria, zuweilen) in Wirklichkeit darbietet, zeigt zugleich, daß die Orientirung auf kürzestem Wege erfolgen muß. — Die Componenten der Bewegung treten natürlich nicht immer so scharf von einander getrennt auf, sondern führen, oft gleichzeitig wirkend, zu demselben Ergebniß.

Von diesem speziellen Falle, welcher das, worauf es hier ankommt, in möglichst einfacher und anschaulicher Weise zur Vorstellung bringen soll, ist durch verschiedene elementare Erwägungen der Übergang zu jedem allgemeineren Falle gegeben. Wir nehmen dafür an, daß der Blüthenstiel mit der Vertikalen ursprünglich den Winkel α bilde, und es soll dabei die Symmetrie-Ebene der Blüthe selbst von der Vertikalen um den Winkel γ (36° bei den Solanaceen) verschoben sein. Die Blüthe soll dann später mit senkrecht gestellter Symmetrale in den Zenithwinkel β eingerückt werden.[1] Die Bogengröße der auftretenden Lateralbewegung mag mit dem Winkel δ bezeichnet sein. Zu diesen vier Winkeln muß der Winkel der Torsion τ in einem festen Abhängigkeitsverhältniß stehen. Der Winkel α ist dabei maßgebend, insofern er die Größe der ersten geotropischen Krümmung bestimmt. Es ist weiterhin leicht einzusehen, daß mit dem Wachsen des Winkels β die Torsion im Stiel in einer gewissen Weise

1) α stellt somit den Zenithwinkel der Knospe, β den der offenen Blüthe dar. Daß beide sehr verschieden sein können, lehrt das Beispiel von Epilobium angustifolium (Theil I, Seite 191).

zunehmen muß. Auf den Winkel γ kommt es an, weil er bestimmt, um wieviel Grade die Ebene, in welcher die epinastische Rückkehr[1]) in den normalen Zenithwinkel (an vertikaler Mutteraxe der »Grenzwinkel«) erfolgt, verschoben ist gegen die, in welcher die erste Vertikalbewegung vor sich ging. Die Lateralbewegung muß unter Umständen — so lange sie nicht in der Krümmungs-Ebene selbst erfolgt — den Torsionswinkel τ natürlich ebenfalls modifiziren.

Das Abhängigkeitsverhältniß dieser Winkel unter einander findet sich durch folgende Betrachtungen: Denken wir uns die Torsion auf dem oben bezeichneten Weg ausgeführt, d. h. die Blüthe aus der Anfangslage OA (Fig. 1), in welcher die Symmetrale den Winkel γ mit der Vertikalebene bildete, durch Z und I in die Endlage OE gebracht[2]) und die Symmetrale senkrecht gestellt, so entspricht der Winkel AOZ dem Winkel α, der Winkel ZOE dem Winkel β. Wir denken uns, daß vor dem Erreichen der jetzigen Endlage die Blüthe schon eine gewisse Lateralbewegung um den Winkel δ ausgeführt hat. Der Winkel der Ebenen, in welchen A und E liegen, ist also $= (\gamma - \delta)$. Der Winkel der Ebenen bei A $(ZA—AE)$ sei $\pi - x$, derjenige bei E $(ZE—EA) = y$.

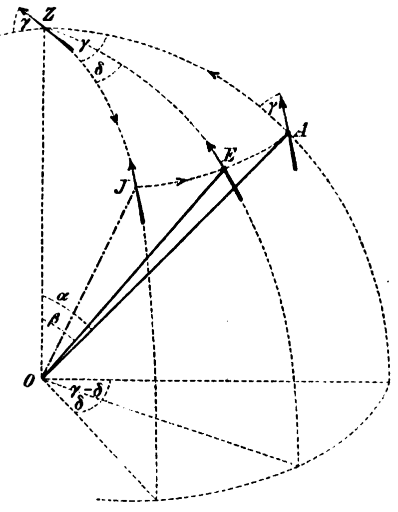


Fig. 1.

Erklärung im Text. Die kleinen Pfeilspitzen auf den punktirten Linien deuten den Weg der Componenten an (von A über Z nach I und E). Von A aus wird die schräge Blüthensymmetrale durch Geotropismus in eine senkrechte Ebene gestellt in Z. Von dort aus wird der normale Zenithwinkel (β) durch Verlängerung der Dorsalkante erreicht (I). Die fingirte Blüthe ist dadurch um den Winkel γ von ihrer exotropischen Endlage entfernt, soll aber in diesem Fall mittels Lateralbewegung wieder um den Winkel δ sich ihr nähern (E).

$$\text{Es ist dann } \tau = y - (x - \gamma)$$
$$= \gamma - x + y$$
$$\text{oder } \gamma - \tau = x - y.$$

Nach einem Satze der sphärischen Trigonometrie ist aber

$$\operatorname{tg} \frac{\pi - x + y}{2} = \frac{\cos \frac{\alpha - \beta}{2}}{\cos \frac{\alpha + \beta}{2}} \operatorname{cotg} \frac{\gamma - \delta}{2}$$

1) Die Rückkehr in den normalen Zenithwinkel ist hier der Einfachheit halber als rein epinastisch hingestellt.

2) In Wirklichkeit liegt E wegen des Wachsthums des Blüthenstiels nicht auf derselben Kugelfläche wie A. Auf die Torsionsgröße des ganzen Stiels hat die Länge desselben aber keinen Einfluß, so daß dieselbe hier vernachlässigt resp. der ursprünglichen gleich gedacht werden kann.

$$\text{oder } \operatorname{cotg} \frac{x-y}{2} = \frac{\cos\frac{\alpha-\beta}{2}}{\cos\frac{\alpha+\beta}{2}} \operatorname{cotg} \frac{\gamma-\delta}{2}$$

$$\text{daher } \operatorname{tg} \frac{\gamma-\tau}{2} = \frac{\cos\frac{\alpha+\beta}{2}}{\cos\frac{\alpha-\beta}{2}} \operatorname{tg} \frac{\gamma-\delta}{2}$$

Daraus läßt sich dann τ durch Einsetzen der bekannten Werthe für α, β, γ und δ leicht bestimmen.

Um einmal ein reales Beispiel diesen Berechnungen zu Grunde zu legen, setzen wir eine Solanaceenblüthe voraus, die in dem Zenithwinkel von 40° von der Mutteraxe ursprünglich absteht und in diesen Zenithwinkel dann wieder eingeführt wird. Die auftretende Lateralbewegung soll um 20° ausgeführt werden. In dem obigen allgemeinen Ausdruck wird also $\alpha = 40°$, $\beta = 40°$, $\delta = 20°$, γ ist bei den Solanaceen, wie bereits erwähnt, $= 36°$.

Es ist dann

$$\operatorname{tg}\left(\frac{36° - \tau°}{2}\right) = \frac{\cos 40°}{1} \operatorname{tg} 8°.$$

$$\frac{36° - \tau°}{2} = \text{rund } 6°$$

$$\tau = 24°.$$

Eine solche Solanaceenblüthe hat also, wenn sie bei normal vertikaler Stellung der Symmetrale — die ja vom Geotropismus bei dorsiventralen Organen immer garantirt wird — noch um 16° von der exotropischen Endstellung entfernt ist, eine Torsion von nur 24° aufzuweisen. Wäre die Lateralbewegung noch um 16° weiter gegangen, so wäre damit der Torsionswinkel 36° erreicht worden und es lägen dann natürlich die Verhältnisse so, als ob die Blüthe an Ort und Stelle um diesen Winkel gedreht worden wäre. Dies geht natürlich auch aus der allgemeinen Formel hervor, indem für $\delta = \gamma$ die $\operatorname{tg} \frac{\gamma-\delta}{2} = 0$, $\frac{\gamma-\tau}{2} = 0$ und somit $\tau = \gamma$ wird.

In diesem Falle, wo also die exotropische Endstellung erreicht wird, ist die endgiltige Torsion unabhängig von α und β.

Für $\alpha = \beta$, wie im oben angeführten Beispiel, ist

$$\operatorname{tg}\left(\frac{\gamma-\tau}{2}\right) = \cos\alpha \operatorname{tg}\left(\frac{\gamma-\delta}{2}\right)$$

Der zuerst als Einleitung für diese Betrachtungen angeführte Fall, wo α und β der Einfachheit halber $= 90°$ angenommen waren, sei der Kontrole halber auch noch einmal mit dieser allgemeinen Formel verglichen. Es wird dann $\frac{\cos\frac{\alpha+\beta}{2}}{\cos\frac{\alpha-\beta}{2}} = 0$, folglich $\frac{\gamma-\tau}{2} = 0$ und $\tau = \gamma$, wobei demnach auf den Winkel δ gar nichts ankommt. Dasselbe Resultat ergab sich ja auch bei

der einleitenden Betrachtung, indem wir die Lateralbewegung in der Krümmungsebene des Stieles selbst auftreten sahen. Ist daneben, wie in jenem ersten Beispiel $\gamma = 90^\circ$ und δ zunächst $= 0^\circ$, so ergiebt sich durch geeignete Umformungen

$$\frac{\cos\frac{\tau}{2} - \sin\frac{\tau}{2}}{\cos\frac{\tau}{2} + \sin\frac{\tau}{2}} = \frac{\cos\frac{\beta}{2} - \sin\frac{\beta}{2}}{\cos\frac{\beta}{2} + \sin\frac{\beta}{2}},$$

woraus folgt, daß τ in diesem Falle gleich β ist. Das heißt also, die Torsion wächst in diesem Falle in gleichem Schritte mit dem Zenithwinkel.

Die hier entwickelten, mathematisch geforderten Relationen zwischen den Winkeln α, β, γ, δ und der Torsionsgröße τ fand ich bei schließlich lothrechter Stellung der Symmetrale — welche bei diesen Berechnungen immer vorausgesetzt ist — an natürlichen Objekten stets gut bestätigt. Es wird natürlich kein Pflanzenphysiologe verlangen, daß diese Beziehungen bei natürlichen Versuchsobjekten mit mathematischer Genauigkeit auf die Bogensekunde zutreffen. Abgesehen davon, daß es schon seine praktischen Schwierigkeiten hat, die Torsionen in einem glatten runden Stiel auch nur bis auf Bogengrade genau zu bestimmen, so treten bei lebenden Wesen neben der Variation in den Reaktionen gegen gewisse Reize auch Störungen durch Lichteinflüsse, durch Nutationen u. s. w. ein. Dies berücksichtigt, ist es oft geradezu staunenswerth, mit welcher Exaktheit die geforderte Abhängigkeit bei den Versuchsobjekten zutrifft. Auch das allmähliche Eintreten der Torsion bei Ausführung der Vertikal- und Lateralbewegungen zeigte sich bei geeigneten Versuchsobjekten, bei welchen diese Bewegungen zeitlich ziemlich getrennt auftreten, in der vorausgesetzten Weise sehr deutlich, so daß das Zustandekommen der Torsion auf bezeichnetem Wege unter den Augen des Beobachters erfolgt.

So, wie die Dinge nach unserer Auffassung (p. 317, 318) liegen, versteht es sich auch von selbst, daß die Orientirung der Blüthen aus jeder Lage im Raum in rationeller Weise, nämlich auf kürzestem Wege erfolgt, eine Thatsache, auf welche schon wiederholt hingewiesen wurde, und welcher bisher keine andere Torsions-Theorie gerecht werden konnte.

Nach diesen allgemein geltenden Betrachtungen würde es überflüssig sein, noch einmal an den Repräsentanten aller, mit schiefer Zygomorphie begabten Familien die Mechanik der Einführung ihrer Blüthen in die Normalstellung im Einzelnen zu verfolgen. Es genüge der Hinweis, daß bei den an Solanaceen, Sapindaceen und Malpighiaceen [1]) vorgenommenen Beobachtungen sich die oben dargelegte Entstehungsweise der Torsion allenthalben kundgab, vorausgesetzt natürlich, daß überhaupt die Tendenz vorhanden ist, die Symmetrale der Blüthe vertikal zu stellen. Diese Tendenz ist bei Blüthen mit stark ausgeprägter Zygomorphie bei diesen Familien

1) Soweit mir Vertreter dieser Familien zu Gebote standen.



aber durchweg vorhanden. Sehr häufig wird aber die exotropische Endstellung bei denselben nicht erreicht, sondern die Blüthen sehen in schiefer Stellung aus ihrer Blattachsel nach außen und weisen deshalb, auch bei normaler Stellung der Symmetrale nicht Torsionen um volle 36° resp. 72° auf, wie man es häufig in der Literatur angegeben findet. Diese seitliche Stellung deutet andrerseits wieder auf die Entstehung der Torsion auf dargelegtem Wege zurück.

Zu besonderen Experimenten wurden verwandt die beiden **Solanaceen** Petunia (Gartenformen) und Schizanthus retusus Hook., bei welchen nach unserer Definition von »rechts« und »links« — siehe Theil I Seite 203 — die Symmetrale von links oben nach rechts unten läuft. Die Gattung Schizanthus zeigt immer eine sehr ausgesprochene Zygomorphie, welche bei Petunia nicht immer so augenfällig ist; physiologisch ist aber die Dorsiventralität von Petunia gerade so scharf entwickelt, wie die der erstgenannten Gattung. Versuche, bei welchen die normal aufrechte Mutteraxe senkrecht abwärts gerichtet wurde, beanspruchen das meiste Interesse.

Das Verhalten der Knospen, welche noch keine Orientirungsbewegungen ausgeführt haben, ist nach unserer Auffassung des Torsionsvorganges durch die Lage ihrer Symmetrale nach der geotropischen Aufrichtung gegeben. Sie müssen rechtsum drehen bis zu einem Winkel von 144°, was in der That durchgehends beobachtet wird. Interessanter ist das Verhalten von älteren Knospen und Blüthen, welche ihre Orientirung an der noch aufrechten Spindel bereits vollendet hatten, also bei exotropischer Endstellung schon um 36° l i n k s u m torquirt waren. Diese drehten beim erneuten Aufsuchen der normalen Stellung alle r e c h t s u m, s o d a ß d i e f r ü h e r e T o r s i o n r ü c k g ä n g i g g e m a c h t w u r d e, eine Thatsache, auf die Gewicht zu legen ist, und welche uns bei Versuchen mit Cytisus- und Orchis-Blüthen wieder begegnen und dort eingehender beschäftigen wird.

Von einzelnen G a t t u n g e n, in denen schräg-zygomorphe Blüthen auftreten, sind hier u. a. die Irideen G l a d i o l u s und A n t h o l y z a zu nennen. Die in zweizeiligen Ähren stehenden Blüthen vieler Gladiolus-Arten weisen sehr deutliche schräge Zygomorphie auf. Die Symmetrale der großen Blüthe von Gladiolus floribundus Jacq., auch von Gl. psittacinus Hook. und Gl. gandavensis Hort. geht dabei durch eines der inneren vorderen Perigonblättter und eines der äußeren, hinteren. Der Scheitel, also die Dorsalseite, liegt auf dem betreffenden i n n e r e n Perigonblatt. Die Blüthen werden vor dem Aufblühen einseitswendig und führen dabei neben der dazu erforderlichen Krümmung eine Torsion von 30° aus, indem die Symmetrale bei den Blüthen der einen Zeile durch das l i n k e vordere, bei denen der gegenüber stehenden Zeile durch das r e c h t e vordere Perigonblatt des inneren Kreises verläuft. Die Blüthen beider Zeilen wenden sich dann nach derjenigen Seite der Spindel, nach welcher hin ihre physiologische Ventralseite gerichtet ist. Das beigegebene Diagramm, worin eine Blüthe (*A*) in

der ursprünglichen Lage, die andere (*B*) nach stattgehabter Orientirung dargestellt ist, wird diese Verhältnisse aber besser darlegen, als alle Worte. (Fig. 2.)[1]) Es sind übrigens nicht alle Gladiolen einseitswendig, man findet auch solche, z. B. Gladiolus recurvus L., deren Blüthen unter sonst gleichen Verhältnissen oft exotropisch sind, sich senkrecht von der Spindel abrichten und demgemäß starke Torsionen aufweisen. Es ist dieses letztere Vorkommen von einigem Interesse, weil es geeignet ist, ein Licht auf die Torsionen zu werfen, wie sie bei den Antholyzen vorzuliegen scheinen. Da mir von Antholyza nur die Species aethiopica L. u. cunonia L. in Herbarmaterial zur Verfügung standen, so ist es mir nicht möglich, darüber Genaueres mitzutheilen. Wenn bei dieser Gattung aber wie bei den übrigen Irideen die Stamina des äußeren Kreises zur Entwickelung gelangen, dann fällt in der Antholyzablüthe der Scheitel wie bei Gladiolus auf ein vorderes Perigonblatt des inneren Kreises. Die Blüthe ist daher bei exotropischer Endstellung um 120° gedreht. Nach dem von mir untersuchten aufgeweichten Herbarmaterial ist dies meist der Fall, doch

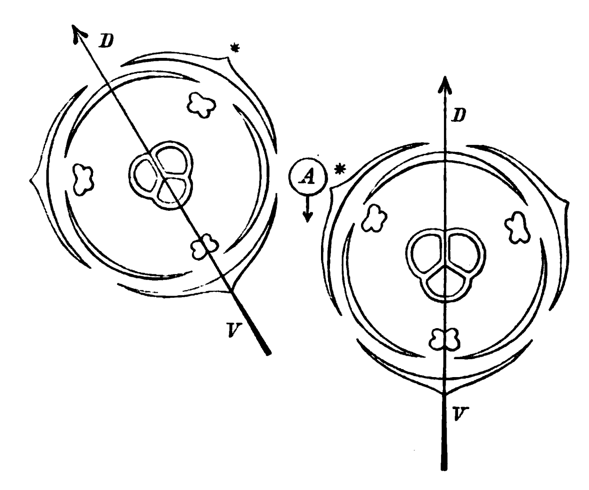


Fig. 2.

Gladiolus gandavensis Hort. Diagramme zweier aufeinanderfolgender Blüthen; Deck- und Vorblätter weggelassen. Die linke Blüthe in ursprünglicher Lage. Die rechte, ältere, nach stattgehabter Orientirung. *D* Dorsalseite, *V* Ventralseite. *A* Mutteraxe. Die mit * versehenen Perigonblätter in der Regel größer als die andern, wodurch die Krone streng genommen asymmetrisch wird. Der kleine Pfeil an *A* deutet die Richtung der Einseitswendigkeit an.

1) Bei Gladiolus cardinalis Curt. liegen die Dinge nach Eichler (Blüthen-Diagramme. Leipzig 1875. I. Theil. Seite 161, Text 162) anders, indem dort die Symmetrale durch ein äußeres hinteres und ein inneres vorderes Perigonblatt verläuft, wobei die Dorsalseite auf das äußere hintere Blatt fällt. Bezüglich der sehr variabelen Verhältnisse, wie sie bei Gladiolusarten angetroffen werden, vergleiche man Urban: »Zur Biologie der einseitswendigen Blüthenstände.« (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. III. Jahrg. 1886. Heft 10.) Dieser Autor hat eine größere Anzahl lebender Gladiolusarten untersuchen können und führt drei Typen an. Bei der Beschreibung des Gl. Saundersii Hook. fil. (Seite 417) muß es dort wohl: »inneres vorderes und äußeres hinteres« heißen, statt »inneres hinteres und äußeres vorderes Perigonblatt«. Es sei hier übrigens erwähnt, daß ich im Frankfurter Botan. Garten an einem Stocke von Gl. floribundus eine Blüthe fand, bei welcher ausnahmsweise der Blüthenscheitel auf ein äußeres hinteres Perigonblatt fiel (in Fig. 2 mit * bezeichnet), und die deshalb eine ganz andere Orientirungsbewegung gemacht hatte, als ihre Schwesterblüthen am selben Stock, nämlich um 36° andersläufig.

kann durch Einseitswendigwerden diese Torsionsgröße modifizirt sein. Durch das Pressen in eine Ebene sind die Befunde an Herbarmaterial jedoch äußerst unzuverlässig. — Literaturangaben über die Drehung konnte ich nicht auffinden.

Sehr eigenthümliche Verhältnisse treten uns entgegen, wenn wir uns hiernach zur Betrachtung der zygomorphen **Fumariaceen** wenden. Wie schon erwähnt, steht die Symmetrie-Ebene bei diesen quer. Diese Eigenthümlichkeit der abnormen Stellung läßt sich bei den Fumariaceen vielleicht durch Variation vom dicentrischen (doppelt-symmetrischen) Typus ableiten. Die typische Fumariaceenblüthe ist durch zwei Ebenen in symmetrische Theile zerlegbar, welche Eigenschaft durch die zweizähligen Blattquirle hauptsächlich bedingt ist. Diese Symmetrieverhältnisse treten besonders deutlich hervor, wenn in der Corolle, wie das bei Dielytra und Adlumia der Fall ist, Spornbildung sich zeigt. Die Sporne erscheinen da als Aussackungen des äußeren, quer gestellten Kronkreises. Die lange Axe der meist seitlich zusammengepreßten Blüthe geht durch die Mediane der gespornten Blätter. Es ist nun leicht möglich, daß aus solchen dicentrischen Blüthen die monosymmetrischen Blüthen von Corydalis sich durch Rückbildung eines Spornes entwickelt haben.[1]) Diese Annahme wird unterstützt durch das zeitweilige Auftreten echt dicentrischer Corydalisblüthen und durch den Umstand, daß der eine Sporn von Corydalis scheinbar willkürlich auf der rechten oder linken Seite entsteht. — Andererseits könnte sich allerdings der einspornige Typus auch aus dem spornlosen, wie ihn Hypecoum repräsentirt, entwickelt haben. Spornlose monströse Blüthen sind von der einspornigen Fumaria auch bekannt.[2]) Bei dieser Voraussetzung ist es aber nicht recht verständlich, warum der Sporn, wenn er überhaupt einmal neu auftrat, nicht in einem medianen Quirl entstand. Ich halte demnach die erste Voraussetzung für die wahrscheinlichste, zumal die Corydalis- und Fumaria-Blüthe auch in der ganzen Bauart dem Dielytra-Typus viel näher steht, als dem der spornlosen und höchst einfach gebauten Blüthen von Hypecoum. Auch das in seiner Art einzig dastehende Vorkommen von endständigen zygomorphen Blüthen, wie es bei Corydalis glauca Pursh. beobachtet wird, spricht meiner Meinung nach für die Ableitung der monosymmetrischen von der dicentrischen Blüthe durch Fehlschlagen eines Spornes. Aus einer endständigen dicentrischen Blüthe kann derart sehr

1) Die in gänzlicher Verkennung morphologischer Gesetze von Godron (Mémoire sur les Fumariacées à fleurs irrég. et sur la cause de leur irrégularité. Comptes rend. T. 59. 1864) ausgesprochene Meinung, daß die Ausbildung des Sporns bald auf der rechten, bald auf der linken Seite der Blüthe, eine rein mechanische Ursache habe, wurde schon von Eichler (Flora 1865. Seite 455) gründlich widerlegt.

2) Baillon. Histoire des plantes. Tome III. p. 127. Paris 1872. Diese spornlose Form dokumentirt sich schon durch die damit verbundene Vergrünung als ziemlich tief stehende Monstrosität.

leicht eine zygomorphe entstehen, während die Ausbildung der Zygomorphie am Scheitel einer Infloreszenzaxe weiterhin niemals vorzukommen pflegt.

Mag dem aber sein, wie ihm wolle; das, worauf es hier zunächst ankommt, ist, daß der Sporn thatsächlich im äußeren Kronblattquirl, also in der Querrichtung vorhanden ist, und daß durch diese einseitige morphologische Ausbildung der physiologische Charakter des ganzen Gebildes wesentlich alterirt, d. h. dorsiventral wird. Bei den Corydalisblüthen ist das Auftreten des Spornes, wie kurz erwähnt, merkwürdigerweise nicht an eine bestimmte Organseite gebunden, sondern wechselt scheinbar ganz zufällig, so daß in einem Blüthenstande eine Anzahl der Blüthen die Sporne rechts, die übrigen die Sporne links aufweisen. Jedenfalls wird aber immer diejenige Seite zur Dorsalseite, auf welcher der Sporn zur Ausbildung gelangt.

Betrachtet man eine Blüthentraube von Corydalis solida Smith. oder cava Whlbrg., dann findet man ganz gewöhnlich die Blüthen etagenweise einseitswendig. Eine Anzahl derselben ist nach dieser, eine andre Anzahl nach jener Richtung hingeneigt. Die Einseitswendigkeit kommt zunächst daher, daß die exotropische Lateralbewegung von der großen Mehrzahl der Blüthen nicht ausgeführt wird. Nach der geotropischen Aufwärtskrümmung folgt bei diesen wesentlich nur die Einführung der Blüthe bis zum Grenzwinkel durch Verlängerung der Dorsalseite. Demzufolge müssen die linksgespornten Blüthen rechts, die rechtsgespornten links aus ihren Tragblättern hervorsehen. Wenn nun zwei gegenüberstehende Blüthen[1]) sich so entwickeln, daß die eine den Sporn rechts, die andre denselben links ausbildet, so müssen diese Blüthen einseitswendig werden. Dies Verhältniß trifft oft für eine ziemlich weite Strecke der Blüthentraube zu, bis dasselbe sich weiter oben umkehrt, oder auch streckenweise gar keine gemeinschaftliche Richtung zu erkennen ist. Die einzelnen Blüthenstände sind in dieser Beziehung auch unter einander sehr verschieden. Neben manchen sehr schön streckenweise einseitswendig geordneten Trauben trifft man am selben Standorte, wenn auch seltener, solche, deren Blüthen alle wirr durch einander stehen. Um eine Vorstellung davon zu geben, wie sich die Vertheilung der Sporne nach rechts und links in der Natur darbietet, sind hier die Blüthen einiger Infloreszenzen von Corydalis solida von unten nach oben aufgezählt, wobei r bedeutet, daß die betreffende Blüthe den Sporn rechts trug, l, daß er links angelegt war.

I. Pflanze: r l r r l r l r l r r r r
II. » : r l r l r r l r l r l
III. » : r l l r l r r l r l r l r l l r l r l l r l r l
IV. » : l r l l r l l r l r l r r r l r l r
V. » : r l l r l r l l r l r l r l r l. u. s f.

1) Bei Corydalis ist $^2/_5$ Stellung vorherrschend; die Blüthen sind daher nicht genau diametral einander gegenüber gestellt.



Eine ziemlich reine Einseitswendigkeit kommt, wie leicht aus der Aufzeichnung eines Diagrammes mit $^2/_5$-Stellung ersichtlich ist, dadurch zu Stande, daß bei Rechtsumläufigkeit der genetischen Spirale die Blüthen 1 und 4 untereinander gleichsinnig, und umgekehrt gespornt sind als die Blüthen 2 und 5, wobei es auf die Blüthe 3 nicht ankommt, wenn dieselbe die exotropische Endstellung annimmt. Bei manchen Blüthen ist das thatsächlich der Fall; ihr Stiel ist dann um volle 90° torquirt, während bei den seitlich abstehenden Blüthen wegen der ziemlich steilen Anfangsstellung des Blüthenstieles die Torsion nur eine sehr geringe ist, wie das nach der, Seite 320 abgeleiteten Formel nicht anders möglich ist. Die in Büchern allgemein verbreitete Angabe, daß die Corydalis-Blüthen vor dem Aufblühen sich um 90° drehten, um in die normale Stellung zu gelangen, ist also nur bedingungsweise richtig.

Experimente mit künstlich veränderten Lageverhältnissen wurden mit Corydalis zwar angestellt, die oft dichtgedrängten Blüthentrauben, die großen Tragblätter und die langen Sporne stellen der freien Bewegung der Einzelblüthen aber solche Hindernisse in den Weg, daß brauchbare Beobachtungen nicht zu erhalten waren. Versuche, bei welchen die Beweglichlichkeit durch Verstümmelungen der hindernden Organe erreicht war, sind aber zu den brauchbaren, eben der Verstümmelungen wegen, nicht zu zählen. Günstiger schienen die Verhältnisse in dieser Beziehung bei Arten der Gattung Fumaria, z. B. bei der gemeinen F. officinalis L. zu liegen, bei welcher die Blüthen ziemlich weit auseinander und in den Achseln sehr kleiner Tragblättchen stehen. Hier aber erwies sich die Reaktionsfähigkeit der Blüthenstiele durchschnittlich als sehr gering. Es kamen bei umgekehrter Lage der Spindel Mediankrümmungen bis höchstens zu 100° zu Stande. Nur hier und da wurde ein Übergehen in die Lateralbewegung konstatirt, was aber insofern von Interesse war, als es zeigte, daß auch hier dieselbe in dem Sinne eintritt, daß die ursprüngliche Torsion im Stiel älterer Knospen und jüngerer Blüthen rückgängig gemacht wird.

Mit diesen wenigen Betrachtungen wären die uns hier interessirenden Orientirungsverhältnisse der Fumariaceen erschöpft und wir wenden uns zu den Pflanzen, bei welchen die Blüthen Torsionen um volle 180° ausführen müssen, um in exotropischer Endstellung normal orientirt zu sein. Da treten uns zunächst einige Papilionaceen mit hängenden Blüthentrauben, wie z. B. Cytisus Laburnum L., Robinia Pseudacacia L., hispida L. u. a., Wistaria sinensis DC. entgegen. Bei diesen Pflanzen stehen die Blüthenstandsaxen ursprünglich aufrecht in der Knospe, das Vexillum der Blüthe ist normal akroskop angelegt. Nachträglich biegen sich aber die dünnen schlaffen Spindeln unter dem Gewichte der Blüthenknospen abwärts und verkehren die Stellungsverhältnisse der Blüthentheile dadurch vollständig. Hofmeister[1])

1) W. Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse (Handbuch der physiolog. Botanik I. Bd. 2. Abtheil.) Leipzig 1867, pag. 626.



war meines Wissens der Erste, welcher den Orientirungsbewegungen gerade dieser Schmetterlingsblüthler seine Aufmerksamkeit zugewandt hat und die Torsionen derselben zu erklären suchte. Der genannte Autor sagt darüber: »Die Torsion orientirt sich nach der Richtung intensivster Beleuchtung. Sie ist gegenwendig in den beiden Hälften eines einseitig beleuchteten Blüthenstandes, welche rechts und links von der Ebene der einfallenden Lichtstrahlen liegen; in der (vom Lichtquell aus gesehen) rechten Längshälfte meist linkswendig und umgekehrt. Die Torsion erfolgt, während der Blüthenstiel noch in die Länge wächst, offenbar in Folge einer Verminderung der Expansion der Gewebe der stärker beleuchteten Seite, über welche das, zur Axe tangentialschiefe Streckungsstreben der beschatteten Längshälfte die Oberhand erhält. — Infloreszenzen, welche nicht dauernd einseitiges Licht empfangen, drehen ihre Blüthenstiele ziemlich regellos, je nach der (zu verschiedenen Tageszeiten verschiedenen) Richtung der stärksten Beleuchtung während eines bestimmten Entwickelungszustandes der successiv sich ausbildenden Stiele.« Die in diesen Zeilen beschriebene Beobachtung ist vollständig zutreffend, während das Zustandekommen der Torsion durch die Annahme eines »zur Achse tangentialschiefen Streckungsstrebens« so gut wie keine Erklärung erfahren hat. Die Bedeutung des Lichteinfalls für die Richtung der Torsion — ob rechts- oder linksum — ist vollständig klar erkannt, entgangen ist dem Beobachter aber die Mediankrümmung, mit welcher sich die zunächst heliotropische Lateralkrümmung erst zu Torsionen kombinirt. Dem Lichte kommt aber bei der Torsionsbewegung durchaus nicht die wesentliche Bedeutung zu, welche Hofmeister, durch seine Beobachtung verleitet, demselben zuschreibt. Die Blüthen des Cytisus Laburnum, der Robinia und der Wistaria drehen sich sowohl in ziemlich allseitiger Beleuchtung oder dann, wenn sie an einem Südfenster beständig langsam um eine vertikale Axe gedreht werden (wobei heliotropische Lateralkrümmungen ausgeschlossen werden), ebenfalls um 180°. Dieselbe Drehung erfolgt auch im Dunkelrecipienten, wo jegliche Lichtwirkung ausgeschlossen ist. Es ist die exotropische Lateralbewegung, welche hier nach der Vertikalkrümmung die Torsion veranlaßt. Auch an einseitig beleuchteten Blüthentrauben ist dieselbe thätig, denn an solchen sind die Blüthen niemals genau dem Lichte entgegen gestreckt, sondern nach der exotropischen Endstellung hin mehr oder weniger weiter gegangen; ihre Lage ist die Gleichgewichtslage zwischen ihrem Heliotropismus und ihrer Exotropie. Dass die Drehung der Blüthe von der Richtung des Lichtes in gewissem Sinne beeinflußt wird, kommt eben einfach daher, daß sich die median aufwärts gebogenen Stiele durch ihren Heliotropismus seitwärts dem Lichte zuwenden, so daß die exotropische Lateralbewegung in der schon heliotropisch verlängerten Seitenkante, welche dadurch der Spindel zugekehrt ist, eintreten muß. Das Licht übernimmt also anfangs auf eine kurze Zeit die Führerschaft, und wenn dann

die exotropische Lateralbewegung eintritt, so ist der direkte Weg zur Außenstellung eben der vom Heliotropismus schon theilweise zurückgelegte. Fehlt die Führerschaft des Lichtes, dann geht die exotropische Lateralbewegung ihre eigenen Wege und bringt auch ganz ohne dessen Mitwirkung die Drehung hervor. Gerade die herabhängenden Blüthenstände der genannten Papilionaceen — und anderer sich ebenso verhaltender, — gehören zu den elegantesten Demonstrationsobjekten für die Beobachtung des allmählichen Entstehens der Torsion aus ihren Komponenten.

Wird eine herabhängende Spindel des Cytisus, deren Blüthen sich zum größten Theil schon richtig orientirt haben, wieder aufwärts gerichtet, und sind die Blüthen noch nicht zu alt, sondern ihre Stiele noch in lebhaftem Wachsthum begriffen, so beginnen sie erneute Orientirungsbewegungen, um sich den veränderten Verhältnissen wieder anzupassen. Um die Art und Weise besser beobachten zu können, in welcher dies geschieht, ist es vortheilhaft, irgend eine Seite des Blüthenstiels leicht kenntlich zu machen. Es geschah dies bei den Versuchen dadurch, daß die Dorsalseite noch untorquirter Knospen mit einem dicken rothen Farbstriche kenntlich gemacht wurde. Als Farbe wurde Zinnober-Roth benutzt, das gegen Nässe ziemlich resistent ist, gut haftet und leicht in die Augen fällt. Nachdem die Blüthe an der hängenden Spindel sich orientirt hat, findet man, daß der rothe Strich, also die Dorsalkante, den Stiel in einer Spirale um 180° umläuft. Wird danach die Spindel wieder aufgerichtet, so richten sich die Blüthen zunächst geotropisch rasch empor und dann gewahrt man, wie sie sämmtlich ihre Torsion rückgängig machen und so in die Normalstellung zurückkehren. Die roth markirten Dorsalkanten präsentiren sich dann wieder als gerade Linien oben auf. Daß die normale Stellung durch weitere Drehung um abermals 180° erlangt wurde (wie das ja auch möglich wäre), wurde in keinem Falle beobachtet. Nach der Erklärung der Orientirungstorsionen, wie sie in diesen Zeilen versucht worden, muß aber die erneute Orientirungsbewegung vorher torquirter und abermals invers gestellter Blüthen ganz nothwendig mit einer Rückdrehung verbunden sein. Denn nehmen wir an, es liege eine um 180° nach links gedrehte Blüthe vor, so läuft bei deren Umkehrung die Dorsalseite so um die Axe des Stiels, daß sie an seiner Basis oben liegt und dann über rechts nach unten läuft.[1]) Sobald nach der geotropischen Aufrichtung die Epinastie der Dorsalseite sich geltend macht, muß sie demnach die Blüthe nach rechts schwenken lassen und die exotropische Lateralbewegung, welche nun die der Spindel zugekehrte linke Flanke verlängert (während sie bei der

1) Diese Verhältnisse möge sich der Leser an einem Modell, als welches aber jeder Papierstreifen dienen kann, klar machen. Auf andere Weise ist es für einen im Vorstellen räumlicher Dinge nicht Bewanderten schwer, sich hinein zu finden, und gerade die Rückdrehung ist für das Verständniß der Orientirungsbewegung sehr wesentlich.

ersten Torsion die rechte verlängert hatte) gleicht die frühere Torsion nothgedrungen wieder aus. Neben dem Interesse, welches das Rückdrehen im Allgemeinen hat, zeigt es außerdem wiederholt, daß in einem Blüthenstiel nicht eine ganz bestimmte Seitenkante zur exotropischen Lateralbewegung ausschließlich befähigt ist, sondern daß letztere in derjenigen Flanke auftritt, welche der Spindel gerade zugewandt ist.

Physiologisch mit diesen Blüthen vergleichbar, deren Mutteraxe eine nachträgliche Lageänderung erfährt, sind unsere einheimischen Orchideen, die zygomorphen Lobeliaceen und Balsaminaceen, wozu sich dann noch vereinzelte Pflanzen a r t e n aus anderen Familien gesellen.

Bekanntlich wird bei allen **Orchideen** das Labellum akroskop angelegt. Da es aber bei der normalen Stellung der Blüthe in weitaus den meisten Fällen unten stehen muß [1]), so befinden sich jene Orchideenblüthen, die sich an aufrechten Spindeln entwickeln, von vornherein in inverser Lage, aus welcher sie sich allgemein durch Torsion erheben. Die Drehung des Fruchtknotens unserer einheimischen und vieler ausländischer Orchideen um 180 ° ist auch eine so auffallende Erscheinung, daß sie längst allgemein bekannt und beobachtet ist. Ursprünglich als ein rein morphologisches Merkmal, als eine autonome Wachsthums-Erscheinung aufgefaßt, wurde die Drehung zuerst von Hofmeister als eine von äußeren Momenten abhängige Orientirungsbewegung gedeutet. Hofmeister sagt darüber [2]): »Bei der Drehung der Fruchtknoten der Ophrydeen, der Blüthenstiele der Neottia ovata und N. nidus avis finden völlig analoge Verhältnisse [3]) statt. In der Dunkelheit, selbst in sehr gemindertem Lichte unterbleibt die Drehung (der Fruchtknoten von Orchis Morio)«. — Ohne überhaupt ein Experiment anzustellen — die Angabe Hofmeister's über das Unterbleiben der Drehung im Dunkeln ist, vorläufig gesagt, nicht zutreffend — kann man es schon vermuthen, daß die Drehung der Orchideenfruchtknoten nicht auf rein inneren Wachsthumsursachen beruht, wenn man die Blüthenstände unserer Wiesenophrydeen etwas genauer ansieht. Da finden sich im selben Blüthenstande neben rechtsum torquirten Fruchtknoten linksum torquirte, eine Thatsache, welche es allein schon unwahrscheinlich macht, daß die Drehung von inneren Momenten abhängt. In unzweideutiger Weise giebt es sich aber kund, daß hier eine Orientirung bezüglich der Richtung der Erdschwere vorliegt, wenn man Blüthenstände findet, welche durch irgend welche Ursachen eine schräge oder horizontale Richtung innehaben. An diesen sind die Lippen sämmtlicher Blüthen vertikal abwärts, nicht der Spindelbasis zu gerichtet; die Drehung in den Fruchtknoten ist je nach der Lage der Spindel entsprechend kleiner als 180 °.

Ein eingehenderes Studium erfuhren die Torsionen der Orchideen-

1) Einige Ausnahmen später.
2) Bei Cytisus l. c. pag. 626.
3) nämlich wie bei Cytisus, Robinia.

blüthen durch PFITZER.[1]) Dieser Autor zeigte, daß entgegen der Angabe HOFMEISTER's die Resupination auch in tiefer Finsterniß stattfindet, daß also dem Lichte keine wesentliche Rolle bei der Mechanik der Drehung zukommt, sondern daß sich die Orientirung der Blüthe lediglich nach der Richtung der Gravitation richtet und von dieser veranlaßt wird. PFITZER wies an der Hand einfacher Versuche weiterhin nach, daß diese geotropischen Drehungen mit aktiver Kraft vor sich gehen, daß sie nicht etwa durch das Übergewicht des ursprünglich oben stehenden schweren Labellums passiv bewirkt werden. Damit charakterisirt sich diese Torsionserscheinung als eine gewöhnliche Orientirungsbewegung, wie sie uns bei so vielen anderen künstlich invers gestellten zygomorphen Blüthen schon begegnet ist. Die vielen und mannigfaltigen Versuche, welche ich meinerseits mit Orchideen anstellte, bestätigen dies ausnahmslos.

Eine genauere Beobachtung der Vorgänge an einem Blüthenstande der Gymnadenia conopea R. Br. oder der Orchis palustris Jacq. zeigt, daß diese Torsionen der Orchideenblüthen auch die Art des Entstehens mit der schon kennen gelernten gemein haben, indem sie sich deutlich aus einer Medianbewegung und einer Lateralbewegung zusammensetzen. Eine junge, noch nicht resupinirte Knospe einer solchen Orchidee zeigt in einem gewissen Alter eine aktive Verlängerung der unten liegenden[2]) Dorsalseite, also eine Mediankrümmung. Kurz darauf beginnt dann eine Seitenkante sich kräftig gegenüber der anderen zu verlängern. Die Blüthe wird dadurch seitlich umgekippt, bald jedoch mit ihrer Symmetrieebene wie die jeder schräg liegenden Blüthe wieder senkrecht gestellt, während die Krümmung der Dorsalseite hauptsächlich am oberen Ende des Fruchtknotens weiter fortschreitet. Es kommt durch dieses Zusammenwirken von Bewegungen eine eigenartige S-förmige Krümmung zu stande, welche aber nicht in einer Ebene verläuft. Die Raumkurve, welche entsteht, gleicht derjenigen im wesentlichen, welche ein Cylinder beschreibt, der in halber Drehung spiralig um einen anderen gewunden ist. — An den mir vorliegenden Blüthenständen der Orchis palustris macht die normal orientirte Blüthe geradezu den Eindruck, als ob sie nach vollendeter Mediankrümmung durch rohe äußere Gewalt nach außen gedreht und so fixirt worden wäre (Fig. 3). Auch bei Gymnadenia verräth sich die kombinirte Torsion durch das äußere Ansehen meist sehr deutlich. Derartige Objekte sind sehr instruktiv gegenüber den Blüthen von Orchis latifolia L., O. Morio L. und vielen anderen, wo die Fruchtknoten

1) E. PFITZER. Beobachtungen über Bau und Entwickelung der Orchideen. — Über die Umdrehung der Orchideenblüthen. In den Verhandlungen des naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg. Neue Folge, zweiter Band, erstes Heft, pag. 19 u. f.

Außerdem Ders. in »Grundzüge einer vergleich. Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882, pag. 54, 55, 132.

2) Vergl. die Terminologie, Teil I., pag. 203.

mehr gerade gestreckt, und an Ort und Stelle, d. h. um ihre eigene Axe, gedreht erscheinen. Bei genauerem Zusehen findet man aber auch hier, daß jeder Fruchtknoten mit seiner Längsaxe eine Krümmung beschreibt, als ob er um eine dünne, fremde Axe sich herumgewunden, wobei die Dorsalseite am Ende des Fruchtknotens auf die obere Seite der gedachten Stütze gerathen ist. Manche Blüthen, besonders jüngere, auch der letztgenannten Arten, bieten dafür geradezu musterhafte Beispiele. Ein wirkliches Drehen an Ort und Stelle, eine »Drillung« der Seitenkanten um die Längsaxe des Organs kommt thatsächlich nicht vor.



Fig. 8.
Einzelne Blüthe von Orchis palustris. Das linke äußere Perigonblatt zum Theil entfernt. Fruchtknoten ausgesprochen schraubig torquirt.

Über den Charakter der Mediankrümmung ist nach all' dem vorher Gesagten kein Wort mehr zu verlieren. Was die Lateralbewegung betrifft, so ist dieselbe außer von der Stellung der Blüthe zur Spindel in der gewissen Weise vom Lichte abhängig, wie es bei Betrachtung der Blüthen von Cytisus schon dargelegt wurde. Es mag dies Hofmeister zu seiner oben citirten Ansicht verführt haben, denn an einseitig beleuchteten Infloreszenzen von Ophrydeen findet man die Torsionen thatsächlich in der Weise durchgängig ausgeführt, wie es Hofmeister für die hängenden Blüthentrauben des Goldregens beschrieben hat. Seine Angabe bezüglich des Unterbleibens der Drehung im Dunkeln beruht jedenfalls auch auf einer richtigen Beobachtung, aber auf mangelhafter Versuchsanstellung. Eingetopfte Pflanzen von Orchis latifolia und Gymnadenia conopea, welche ich im Dunkelzimmer ihren Blüthenschaft strecken ließ, blühten zum Theil auf, ohne ihre Blüthen resupinirt zu haben, aber das ganze Aussehen dieser Versuchsobjekte war dabei derartig, daß man die Ausführung energischer Torsionen von diesen Dunkelarrestanten billig nicht mehr verlangen konnte. Die Blüthen und Fruchtknoten waren klein und schwächlich, letztere chlorophylllos, erstere ebenfalls blaß geblieben, die Laubblätter vergilbt und trotz reichlicher Wasserversorgung der Wurzeln theils schlaff und welk geworden. — Brauchbare Versuche werden nur dann erhalten, wenn man den vegetativen Theil der Pflanze selbst im vollsten Tages- resp. Sonnenlicht beläßt und nur den Blüthenstand sorgfältig in einen Dunkelrecipienten einführt, wo derselbe in nahezu normaler Weise sich ausbildet. Nach dem Öffnen des Recipienten findet man dann sämmtliche Blüten auch ohne Lichteinfluß resupinirt. Nur hie und da ist eine in verkehrter Stellung geblieben, ein Verhalten, welches aber auch an jeder normal beleuchteten Blüthentraube im Freien nicht selten zu beobachten ist.

Die sichersten Beweise dafür, daß es sich bei der Drehung der Orchideenblüthe lediglich um ihre Orientirung bezüglich ihrer Lage zur Gravitationsrichtung handelt, gewinnt man natürlich durch Verbringen der

Blüthenstandsaxe in verschiedene Lagen gegen den Horizont. Kehrt man junge, noch in vollem Wachsthum begriffene Blüthenspindeln von Ophrydeen einfach um und erhält sie in der bekannten oben angegebenen Weise[1]) straff senkrecht abwärts bis zur Blüthezeit, so öffnen sich alle Blüthen, ohne die geringste Torsion auszuführen, da sie alle sich nun von vorn herein in der normalen Stellung befanden. Es vollzieht sich nur eine Hebung in der Vertikalebene, meist aber nicht ganz bis zum normalen Grenzwinkel. An horizontal oder schräg gelegten Spindeln sind die Torsionen entsprechend kleiner, sie gehen alle soweit, daß die Abwärtsstellung der Labellums auf kürzestem Wege erreicht wird.

Einen Beweis für die Abhängigkeit der Torsion von der Schwerkraft gewinnt man fernerhin durch Versuche mit dem Klinostaten. Da uns Versuche mit diesem Apparat in Zukunft in größerer Zahl beschäftigen werden, so ist es wohl hier am Platze, über die Einrichtung des angewandten Klinostaten, sowie über die Art und Weise der Versuchsanstellung einige Worte zu sagen, indem diese beiden Umstände immerhin im Stande sind, das erhaltene Resultat zu beeinflussen, so daß sie deshalb in Rechnung zu ziehen sind.

Als treibendes Werk für die Klinostatenaxe diente in Ermangelung eines besseren Triebwerkes ein altes Räderwerk einer großen Schwarzwälder Uhr, welches ich soweit umbaute und mit einem sehr kurzen schweren Pendel versah, daß die Axe des großen Zeigers eine volle Umdrehung in 20 Minuten, statt in 60, vollendete. Das Pendel machte 260 Einzelschwingungen in der Minute, die Klinostatenaxe bewegte sich also in etwa 5200 kleinen Rucken einmal um sich selbst. Diese stoßweise Bewegung, welche im gegebenen Falle nur sehr klein aber desto frequenter ist, kann auf das Wohlbefinden der Versuchsobjekte und deshalb auf die Versuchsresultate unter Umständen eine Störung ausüben. Genauer bestimmen ließe sich dieselbe nur, wenn man damit die Versuchsergebnisse vergleichen könnte, welche an einem mittels Kegelpendels oder durch Windflügel regulirten Klinostaten erhalten wurden; im allgemeinen habe ich aber eine nachhaltige Schädigung der Versuchspflanzen durch die Stöße des Pendels nicht bemerkt. Um die Pflanzen nun recht lange Zeit unter sonst möglichst normalen Zuständen halten zu können — was nicht möglich ist, wenn sie abgeschnitten und in Wasser tauchend an der Klinostatenaxe befestigt werden — so wurde die eingewurzelte Pflanze sammt dem Erdballen, mit welchem sie verwachsen war, in eine kreiscylindrische Thonzelle gebracht, wie sie in galvanischen Elementen zur Verwendung kommen. Die Zelle wurde mit der Drehaxe des Uhrwerks fest verbunden und bewegte sich leicht und genau horizontal auf einem Lager von vier Friktionsrollen. Ein rechtwinklig gebogenes Trichterrohr, dessen langer Schenkel bis nahe an den Boden der Thonzelle reichte, diente zur Bewässerung des Erdballens,

---

1) Teil I. pag. 205.

dessen Durchlüftung im Interesse der Wurzelathmung durch die poröse Thonzelle hindurch hinreichend gesichert war. Der ganze Apparat war dicht an einem offenen, breiten und hohen Südfenster aufgestellt, so daß er während mehrerer Stunden des Tages direktes Sonnenlicht hatte. Das Uhrwerk war dabei so hoch aufgehängt, daß das treibende Gewicht an der Kette 12 Stunden brauchte, bevor es den Fußboden erreichte. Mittels der genannten Vorrichtung gelingt es nun leicht, Pflanzen während mehrerer Wochen oder Monate bei kräftigem Wachsthum, aber der einseitigen Gravitationswirkung entzogen, zu unterhalten. Eine junge Pflanze der Orchis latifolia, im ersten Frühjahr aus dem Wiesengrunde ausgehoben, durchlief an diesem Klinostaten ihre volle Entwickelung, einschließlich der Reife ihrer Samen nach künstlicher Befruchtung, in voller natürlicher Üppigkeit. Feucht gehaltene Sphagnum-Rasen, in der nächsten Umgebung der Versuchspflanzen ausgebreitet, erhielten den Wasserdampfgehalt der Luft auf relativ hohem Grade. Die am Klinostaten meist sehr stark auftretenden Nutationen des sich streckenden Blüthenschaftes werden zweckmäßig durch lose Befestigung desselben an einem geraden Holz- oder Elfenbeinstab an zu großen Amplituden gehindert.

Die Blüthen unserer Orchisarten öffnen sich unter diesen Umständen ohne Drehung des Fruchtknotens, womit der Nachweis, daß die Gravitation bei den Torsionen von maßgebendem Einflusse ist, abermals auf anderem Wege erbracht ist. Künstlich befruchtet, brachten auch diese nicht resupinirten Blüthen, wie gesagt, normale große Samenkapseln zur Reife.

Der Umstand, daß gerade in der Familie der Orchideen Formen vorkommen, welche den Blüthenstiel resp. den, diesen vertretenden unterständigen Fruchtknoten um 360° drehen, so daß das Labellum an der aufrechten Spindel wieder wie in der Knospenlage nach oben gerichtet wird, veranlaßte mich, mit den mir zu Gebote stehenden Ophrydeen eine Reihe von Versuchen anzustellen, um das Verhalten der Blüthen kennen zu lernen, welche nach ausgeführter Resupination eine erneute Umkehrung erfahren. Das Verhalten von vielen Hunderten von Orchideenblüthen, welche zu solchen Versuchen verwandt wurden, war, wenn sie überhaupt noch wachsthumsfähig und zu Orientirungsbewegungen aufgelegt waren, immer das gleiche: Sie kehrten, wie die ähnlich behandelten Cytisusblüthen, durch Auflösen der Torsion in ihre Normalstellung zurück.

Bei den Versuchen wurde so verfahren, daß Orchispflanzen, deren älteste Blüthen sich eben bis zu 180° gedreht hatten, im Freien auf dem Experimentirtische in bekannter Weise ganz abwärts fixirt wurden. Der Torsionswinkel der Blüthen, welcher sich durch die Verschiebung der Blüthensymmetrieebene gegen die Vertikale zu erkennen giebt, wurde auf eine vorgesetzte Glasplatte projizirt und seine Veränderungen so gemessen. Zu diesem Zwecke waren die Platten mit einer sehr dünnen Schicht eines

wasserhellen Firnisses überzogen worden, auf welche mittels einer Nadelspitze und eines kleinen Lineals die Projektionen der Symmetrieebenen aufgetragen wurden.[1]) Um eine Verwechslung der Blüthen zu vermeiden, wurden dieselben mit verschiedenen Farbenzeichen auf wechselnden Perigonstellen versehen. Auf diese Weise kann man eine große Zahl gleichzeitiger Versuchsobjekte auf sehr einfachem Wege genau identifiziren.

Nach dem Abwärtskehren der Spindel war bei den jungen, eben in der Drehung befindlichen Blüthen noch ein Zunehmen der angefangenen Torsion während der Dauer eines bis mehrerer Tage bemerkbar. Die Nachwirkung der früheren Verhältnisse zeigte sich hier in hohem Grade, wie sich überhaupt die Orchideen, man möchte sagen durch ein gewisses Phlegma auszeichnen. Nach einer gewissen Dauer tritt dann der Ruhe- und Wendepunkt ein, von dem aus die Rückkehr verhältnismäßig rasch vollendet wird. Sehr eigenthümlich sind Schwankungen der Lage der Symmetrale, welche ich bei manchen Blüthen, die aus der resupinirten Stellung unter diesen Umständen zurückkehrten, beobachten konnte. Es zeigte sich da in einigen Fällen ein Überschwenken über die normale Lage hinaus, ein Verhalten, welches sich unschwer aus dem eben charakterisirten Phlegma der Bewegungen erklären läßt. Auffallender und physiologisch sehr merkwürdig sind aber Schwankungen, welche in umgekehrter Richtung auftraten. Dieselben traten meist an ganz jungen Knospen auf, welche an aufrechter Spindel die Resupinationsbewegung kaum begonnen hatten. An der darauf abwärts gekehrten Spindel gingen diese nach einiger Zeit durch Auflösen ihrer Torsion nach der Normalstellung zurück, bis sie plötzlich wieder, gleichsam als eine Reminiszenz an die früheren Verhältnisse, eine Torsion in dem früheren Sinne ausführten, um schließlich doch wieder in die Normalstellung zurückzukehren. Um ein anschauliches Bild von der Bewegungsweise schon torquirter Blüthen an abwärts fixirter Spindel zu geben, sollen nachfolgend die auf 5 abgerundeten Torsionswinkel dreier einzelner Blüthen herausgegriffen werden, welche sich durch verschiedenes Verhalten auszeichneten. Der Buchstabe *l* oder *r* hinter den Winkelgraden bezeichnet den Sinn der Torsion nach links resp. nach rechts.

Erste Blüthe. Abwärts gekehrt am 3. Juni.

3.	Juni	als Knospe	torquirt	um	40 ° *r*	
4.	»	»	»	»	75 ° *r*	Torsion weitergegangen durch Nachwirkung.
5.	»	»	»	»	90 ° *r*	
6.	»	» Blüthe	»	»	80 ° *r*	
7.	»	»	»	»	40 ° *r*	
8.	»	»	»	»	0 °	
9.	»	»	»	»	0 °	

[1]) Derartige Projektionsplatten leisten mir schon längere Zeit vorzügliche Dienste und empfehlen sich auch besonders dadurch, daß sie nach Gebrauch gesäubert und mit frischer Firnißschicht überzogen werden können.

Zweite Blüthe. Abwärts gekehrt am 3. Juni.

3.	Juni	als	Knospe	torquirt	um	45° *l*
4.	»	»	»	»	»	95° *l* (bis hierher Nachwirkung.)
5.	»	»	»	»	»	15° *l*
6.	»	»	Blüthe	»	»	5° *r*! (Überschwenken.)
7.	»	»	»	»	»	20° *r*
8.	»	»	»	»	»	0°
9.	»	»	»	»	»	0°

Dritte Blüthe. Abwärts gekehrt am 6. Juni.

6.	Juni	als	Knospe	torquirt	um	15° *l*
7.	»	»	»	»	»	25° *l*
8.	»	»	»	»	»	5° *l*
9.	»	»	»	»	»	0°
10.	»	»	»	»	»	10° *l* (Rückschwenken.)
11.	»	»	»	»	»	60° *l*
12.	»	»	»	»	»	0°
13.	»	»	»	»	»	0°
14.	»	»	»	»	»	0°

Es soll hier gleich, um Irrthümer zu vermeiden, noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die obigen kleinen Tabellen nicht etwa Durchschnittszahlen liefern, sondern daß dabei besonders exquisite Beispiele aus einer großen Zahl weniger auffallender Fälle herausgegriffen sind.

Das durch das Beispiel der dritten Blüthe illustrirte Verhalten ist ein höchst sonderbares. Wenn dasselbe nicht von autonomen Ursachen herrührt, die in solchen Blüthen ja zufällig thätig sein können, dann wird es wohl daher kommen, daß ein noch unter anderen äußeren Bedingungen aufgenommener Reiz nachträglich und plötzlich ausgelöst wird. Dies Verhältnis liegt bei jeder Nachwirkung vor, das Merkwürdige in dem speziellen Falle ist nur das, daß eine Nachwirkung sich in akuter Weise geltend machen würde zu einer Zeit, wo der antagonistische Reiz seine Auslösung zum Theil schon erfährt. Ein zeitweiliges Latentbleiben irgend einer Einwirkung ist in der animalischen Physiologie und der Pathologie eine längst bekannte Erscheinung, und so dürfen wir uns in diesem Falle vielleicht mit Recht die Vorstellung bilden, daß das Rückschwenken die Reaktion gewisser Zellpartieen auf einen älteren stark empfundenen Reiz ist, welche die von einem neuen Reize erst kürzlich induzirte Reaktion zeitweilig überstimmt. Es scheint dies eine etwas gezwungene Erklärungsweise, die Thatsache selbst deutet aber darauf hin, daß die Sache nicht einfach liegen kann. Einer komplizirten Erklärung darf man aber auf physiologischem Gebiete keinerlei Mißtrauen entgegenbringen, im Gegentheil, die Pflanzenphysiologie wird voraussichtlich, wie die vorangeschrittenere thierische, denselben Weg von einfacheren Vorstellungen zu komplizirteren wandern müssen, wenn ein annähernd richtiges Verständnis von Lebensfunktionen ergründet werden soll.

Eine leicht zu beobachtende Erscheinung, welcher bislang eine besondere Aufmerksamkeit noch nicht zugewandt wurde, ist das Rückgängigwerden der Torsion des Fruchtknotens während der Samenentwickelung. Der dünne gedrehte Fruchtknoten schwillt bei diesem Vorgange bedeutend an, ohne erheblich in der Länge zuzunehmen. Mit der Anschwellung hält dann die Geradestreckung der vorher schraubig verlaufenden Seitenkanten ziemlich gleichen Schritt. Diese Rückdrehung ist nun von äußeren Richtkräften, von Licht und Gravitation unabhängig. Bei Orchispflanzen, welche mit gedrehten Fruchtknoten in den Klinostat eingesetzt werden, wird die Torsion bei der Samenreife ebenso rückgängig gemacht, wie bei solchen, welche der einseitigen Schwerkraft- und Lichtwirkung unterworfen bleiben. Die Geradestreckung ist demnach autonom und kommt rein mechanisch dadurch zu Stande, daß das hinzukommende Dickenwachsthum das Längenwachsthum des Organes bedeutend überwiegt. Die sich wenig verlängernden peripherischen Kanten werden dann auf dem kürzesten Wege ausgespannt, d. h. sie laufen zuletzt in gerader Linie auf der Außenfläche entlang. Das rein mechanische Moment, welches dabei in Wirksamkeit ist, kann man natürlich an jedem todten Körper ebenso gut studiren. Eine in schlaffem Zustande um ihre Längsaxe gedrehte Schweinsblase zum Beispiel verliert ihre Torsion ganz aus demselben Grunde, wenn man unter genügendem Drucke Wasser in dieselbe preßt. Das Dickenwachsthum des Orchisfruchtknotens ist aber nicht eigentlich durch Anschwellung von Füllgeweben veranlaßt, da er im Innern nur lockere Samen trägt; es wird vielmehr wesentlich dadurch veranlaßt, dass die drei Wände, welche die Samenleisten tragen (die »Fruchtklappen« nach EICHLER), bedeutend an Breite zunehmen. Sie werden 3—5 mal so breit, als sie während der Blüthezeit waren, und etwa noch einmal so dick. Die schmalen »nervenartigen Zwischenstücke« verändern ihre Dimensionen nicht wesentlich. Wird der Turgor der Gewebe, welcher demnach die Auflösung der Torsion offenbar veranlaßt, durch Plasmolyse aufgehoben, dann wird die frühere Torsion in gewissem Grade wieder hergestellt. Es wurde dies in der Weise gefunden, daß ein halbreifer Fruchtknoten sammt einem kurzen Stengelstücke in einer Schale mit 18procentiger wässeriger Kochsalzlösung mit der Basis gut fixirt wurde. Durch das freie Ende des Fruchtknotens wurde ein feiner Draht als Zeiger gezogen, dessen Anfangsrichtung auf einer gefirnißten, oben über die Schale aufgeklebten Glasplatte eingeritzt wurde. Nach vollendeter Plasmolyse wurde die Richtung des Drahtes abermals auf die Glasplatte vertikal projizirt und der Winkel der beiden Richtungen dann gemessen. Derselbe betrug im Sinne der Torsion bei verschiedenen Versuchsobjekten 4—10 Grad; bei anderen Fruchtknoten war keine Bewegung des Zeigers zu bemerken. Negative Resultate haben aber gegen die Richtigkeit der eben geäußerten Anschauung keine Beweiskraft, da ein Rückgehen auf frühere Verhältnisse durch Plasmolysiren keineswegs

eo ipso bedingt wird. Es würde dies nur dann der Fall sein, wenn dabei Dehnungen bei vollkommen elastischen Geweben vorgelegen hätten. Mangel an Elasticität und echtes Wachsthum stehen dem aber in vielen Fällen entgegen.

Daß die Auflösung der Torsion nur dem Dickenwachsthum des Fruchtknotens zuzuschreiben ist, darauf deutet auch schon der Umstand hin, daß bei Neottia nidus avis zum Beispiel, wo die Torsion vornehmlich in den unteren Stieltheil fällt, dieselbe bei der Fruchtreife nicht rückgängig gemacht wird, weil eben der Stiel kein erhebliches Dickenwachsthum zeigt.

Bevor wir nun zusehen, in welcher mannigfachen Weise einzelne Orchideengattungen und -arten für die Normalstellung ihrer Blüthen sorgen, wollen wir ein paar einfache Versuche mit einigen Ophrydeen betrachten, welche nicht nur einige bei gewissen Orchideen vorkommende Stellungsverhältnisse näher beleuchten, sondern auch für das Verständniß der Lateralbewegung von Bedeutung sind.

Wird an einer kräftigen noch jungen Blüthenspindel oberhalb noch untorquirter Blüthen vorsichtig der Gipfel mit den jüngeren Knospen abgeschnitten, so zeigt die Blüthe, welche jetzt die oberste geworden, besonders wenn man ihr durch Entfernen der gegenüberstehenden und nächststehenden Schwesterblüthen freien Bewegungsraum schafft, eine Orientirung in die Normalstellung auf eigenartige, ungewohnte Weise. Der Fruchtknoten dieser Blüthe wird nämlich dann nicht wie sonst torquirt, sondern biegt sich einfach mit Hilfe der Mediankrümmung über den Spindelstumpf hinüber, so daß die Blüthe in normaler Stellung anlangt, indem sie auf die andre Spindelseite übernickt. (Siehe Fig. 4.) Die ihr nächste zeigt zuweilen das gleiche Verhalten, indem sie sich ebenfalls median krümmt, so weit, bis auch sie nach der andern Seite übernickt. Dies Experiment ist mir mit Orchis militaris, O. latifolia, O. morio, O. maculata und Gymnadenia conopea jedesmal gelungen, ein Zeichen dafür, daß die Erscheinung nicht etwa ausnahmsweise auftritt. Auch kann jede noch untorquirte Knospe dazu ausersehen werden, sich allein durch Mediankrümmung zu orientiren, wenn man sie auf die eben beschriebene Weise künstlich zur Endknospe macht.

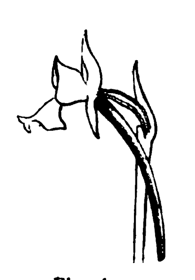


Fig. 4.
Gymnadenia conopea R. Br. Blüthe isolirt. Die Orientirung ausschließlich durch Mediankrümmung erreicht.

Diesem Versuch lege ich eine besondere Bedeutung bei, weil er deutlich darauf hinweist, daß die geotropische Mediankrümmung den Cardinalpunkt der ganzen Orientirungsbewegung darstellt. Es unterbleibt hier eben nur die Lateralbewegung, welche sich sonst mit ihr kombinirt und durch Hervorrufen einer Torsion den Charakter jener ersteren etwas verwischt, aber nicht wesentlich alterirt. Die Annahme, daß die Gravitation direkt auf eine Torsion hinwirke, ist, wenn man für diese

künstlich endständig gemachten Blüthen nicht total andere Voraussetzungen, als für die Schwesterblüthen machen will — was aber durch nichts gerechtfertigt ist — durch diesen Versuch vollständig ausgeschlossen. Weiterhin, und das ist ein nicht minder wichtiger Punkt, geht aus diesem Versuche hervor, daß die Lateralbewegung von den hier entfernten Theilen gewissermaßen induzirt wird. Dieselbe Blüthe, welche sich jetzt nur median krümmte, würde die Lateralbewegung in vollem Maße ausgeführt haben, wenn das obere Spindelstück und die gegenüber sitzenden Blüthen nicht entfernt worden wären. Die Lateralbewegung der Orchisblüthe wird demnach von benachbarten Organtheilen aus inducirt — ob dies ein direkter oder ein indirekter Stimulus ist, das soll erst später in Erwägung gezogen werden.

Nach diesen Versuchen an einigen der gemeinsten Orchideen mit charakteristischen Orientirungstorsionen sollen nun gelegentlich eines raschen Überblickes über die ganze Familie der Orchideen die uns speziell interessirenden Fälle besonders herausgegriffen werden, bei welchen die Orientirung für gewöhnlich anders als durch Torsion um eine halbe Peripherie erreicht wird. Die hier zu betrachtenden Verhältnisse werden neue Illustrationen zur Entstehung der Orientirungstorsionen liefern.

Im Anschluß an den zuletzt erwähnten Entgipfelungsversuch interessirt hier zunächst die Art und Weise, wie die Gattungen Ophrys und Serapias im Allgemeinen ihre Blüthen einstellen. Es geschieht dies nämlich allein durch eine Mediankrümmung, welche ein Uebernicken nach der anderen Spindelseite zur Folge hat — ohne Torsion. Besonders ausgeprägt ist diese einfachste Art der Orientirungsbewegung bei fast allen Ophrysarten, weniger weitgehend bei den Serapiasarten, wo meist nur der kurze obere Theil des Fruchtknotens gekrümmt ist. Die Blüthen sind bei diesen Gattungen weit von einander entfernt und behindern sich gegenseitig in ihren Bewegungen nicht. Exotropie ist nicht, oder nur in ganz vereinzelten Fällen zu beobachten. Nur hie und da trifft man an Blüthenständen von Ophrysarten auch Blüthen an, die mehr oder weniger exotropisch nach der Seite gerückt sind, noch seltener findet man Blüthen, deren Exotropie eine vollkommene ist und die dann bis 180° torquirt sind.[1]) Die Verhältnisse bei den Ophrysarten sind für das Verständniß der Torsionsmechanik äußerst instruktiv. Daß die Exotropie den meisten Ophrysblüthen fehlt, das kommt nicht allein von dem großen Abstand der Blüthen von einander; denn erstens kann die Exotropie auch trotz eines solchen zuweilen auftreten, zweitens ist dieselbe in der Regel stark vorhanden bei den Blüthen von Orchis anatolica Boiss., O. iberica MB. und Cephalanthera rubra Rich. u. a., welche in eben so weiten Abständen an der Spindel sitzen, wie die

1) Siehe beispielsweise die Abbildungen von O. oxyrrhynchos, O. thendrediniferа in REICHENBACH fil.: »Die Orchideen der deutschen Flora.« Tab. 462 u. 463.

der nicht exotropischen Ophrysarten. Der Anlaß zu der exotropischen Lateralbewegung geht da augenscheinlich allein von der Spindel aus, da nahe benachbarte Blüthen fehlen.

Bei Gymnadenia cucullata Rich. finden sich nach REICHENBACH's Abbildungen [1]) Tab. 418, I, beide Orientirungsweisen neben einander vor. Ebenso verhält sich auch Aceras secundiflora Ldl. Auf die Abbildungen REICHENBACH's kann man sich in dieser Beziehung mit ziemlicher Sicherheit verlassen. Wo ich Gelegenheit hatte, natürliche Objekte mit seinen Darstellungen zu vergleichen, fanden sich die Verhältnisse immer naturgetreu wiedergegeben und gerade darin unterscheiden sich die Darstellungen dieses Autors vortheilhaft von denen vieler anderen, daß die Torsionen mit der sonstigen Stellung der Blüthen in gutem Einklange stehen. Hatte doch REICHENBACH, wie er in der Vorrede zu seinem Orchideenwerke sagt, zuerst die Gattungen auf die Frage hin geordnet, ob die Fruchtknoten gedreht oder gerade wären. Erst später, nach der Entdeckung, »daß diese Organe in denselben Gattungen in beiden gedachten Weisen auftreten«, verließ er diese Eintheilungsweise.



Fig. 5.
Links Ophrys bombylifera Willd., rechts Serapias Lingua L. (Nach REICHENBACH.)

Die bei Ophrys die ganze Länge des Fruchtknotens einnehmende Krümmung ist bei anderen Gattungen oft auf die scharfe Biegung einer kurzen oberen oder unteren Strecke des Fruchtknotens oder seines Stieles beschränkt (Fig. 5), (Serapias, Spiranthes, Phajus- und Pachychilusarten z. B.) wie auch die Torsion selbstverständlich nur auf einer kurzen Strecke auftreten kann (Neottia nidus avis). Cypripedium besitzt meist nur eine, scheinbar endständige Blüthe, welche durch Verlängerung der Dorsalseite, wie die oberste Blüthe einer entgipfelten Orchisspindel übernickt. Ist der Blüthenstand mehrblüthig, dann verhalten sich die unterhalb stehenden Blüthen entweder wie die von Ophrys oder sie sind exotropisch und drehen sich um 180° nach außen. (Cypripedium — Selenipedium caudatum Ldl. —) Bei der letztgenannten Spezies ist oft auch die oberste Blüthe lateral gedreht, indem sie sich von der nächst unteren wegwendet.

Auf interessante Weise wird die Normalstellung bei den Blüthen von Spiranthes autumnalis Rich. begünstigt, indem die Spindel, welche die Blüthen auf besonderen Vorsprüngen trägt, selbst in erheblichem Maße gedreht er-

1) l. c.

scheint, so daß die in bestimmter Weise um die Spindel vertheilten Blüthen in einer sehr schwach gewundenen steilen Spirale über einander zu stehen kommen. Die Fruchtknoten sind durch ihre Insertionsweise und die eigenartige Drehung der Spindel in eine Lage gebracht, daß sie zur Erreichung der Normalstellung einer sehr geringen Eigenbewegung bedürfen. Ein geringes Übernicken reicht dazu vollkommen aus. Hie und da zeigen sich auch ungedrehte Spindeln von Spiranthes autumnalis. Die Blüthen stehen an diesen nicht in einer solch steilen Spirale, sondern sind nach verschiedenen Richtungen hin orientirt und der Dicke der Spindel gemäß, welche sie zu einer erheblichen Lateralbewegung zwingt, indem die Blüthen seitlich an ihr vorbei gebogen werden, auch etwas torquirt. Im Großen und Ganzen stimmt Spiranthes mit Serapias ziemlich überein, was auch aus den Abbildungen, welche REICHENBACH von Sp. aestivalis Rich. und Sp. australis Ldl. mit ungedrehten Spindeln giebt[1]), deutlich hervorgeht. Die Torsion verläuft nicht in allen Blüthenspindeln gleichsinnig und bei einzelnen unterbleibt sie, wie schon erwähnt, vollständig. Auf 10 lebende Exemplare der Spiranthes autumnalis kam bei meinem Beobachtungsmaterial eines, dessen Spindel überhaupt nicht gedreht war; die Spindel von dreien war links, die von sechsen rechts torquirt.

In der Familie der Orchideen zeigen sich, wie ein Blick in ein Orchideenhaus lehrt, die mannigfachsten Orientirungsverhältnisse, die, wie wir gesehen, sogar bei ein und demselben Individuum verschieden sein können. Die ganze Mannigfaltigkeit tritt so recht hervor bei Epiphyten, deren Blüthenspindeln oft nicht vertikal gerichtet sind, sondern irgend welche andere Lage im Raume einnehmen. Ohne auf die dabei zu beobachtenden nebensächlicheren Momente einzugehen, sei nur das betont, daß in allen Fällen die Vertikalbewegung auf das Klarste sich als die Seele der ganzen Orientirung zu erkennen giebt und daß größere oder geringere Torsionen nur in so weit auftreten, als durch Lateralbewegungen die Stellung der Blüthe zur Spindel oder zum Licht verändert wird. —

Bisher war nur von Orchideen die Rede, welche das Labellum vertikal abwärts zu stellen suchen — es geschieht das bei der großen Mehrzahl aller Repräsentanten dieser Familie. Außerdem giebt es aber eine Reihe von Formen, welche normaler Weise die Lippen nach oben richten, während wieder andere überhaupt keine Orientirung bezüglich des Erdradius annehmen. In den Fällen, wo die Lippe nach oben gestellt wird, fällt die physiologische Dorsalseite mit der morphologischen Oberseite zusammen. An aufrechter Spindel tritt demnach für gewöhnlich keine Drehung[2]) ein, während bei senkrecht herabhängender Mutteraxe exotropische Blüthen

1) Nach dem REICHENBACH'schen Text sind die Ährenspindeln gedreht, abgebildet sind untorquirte. BLUME stellt in seiner Flora Javae Tomus I (Orchid.) tab. 38 Spiranthes (Gyrostachys) australis mit stark torquirter Spindel dar.

2) Oder eine solche um 360°.



um 180° torquiren. Diese spezielle Art der Orientirung, bei welcher die Lippe an hängender Spindel oben hin gebracht wird, kommt u. a. vor bei Angrecum superbum Pet. Th., Cycnoches Warczewiczii Rchb. f., Masdevallia verrucosa Rechb. f.[1]) und Brassia maculata R. Br. An Masdevallia hat Pfitzer durch den Versuch festgestellt, daß das Labellum aus jeder ihm künstlich gegebenen anderen Lage wieder nach oben gebracht wird.

Auf eigenartige Weise erlangt das Labellum von Gongora-Arten in der Blüthe die oberste Stellung. Die Blüthen sitzen hier an hängenden Spindeln und das Labellum wird durch eine Mediankrümmung, welche abwärts erfolgt, oben hin gebracht. Es tritt da mit anderen Worten der eigenthümliche vielleicht einzige Fall ein, daß die Dorsalseite durch eine nach unten eingeleitete, gleichsam positiv geotropische Krümmung oben hin gelangt. Da die Blüthen nicht exotropisch sind, so erhält dadurch der Blüthenstand einer Gongora das bekannte eigenartige Aussehen. — Es bieten die eben angeführten Fälle ein hohes biologisches Interesse dar; für die hier in den Vordergrund der Betrachtung gestellte Genesis der Torsionen haben sie weiter keine wesentliche Bedeutung.

Ein wesentlich neues Moment bieten dagegen Microstylis- und einige Malaxis-Arten, auch Angrecum superbum. Hier ist, wie angegeben wird, die Lippe an aufrechter Spindel auch nach oben gestellt. Diese Stellung ist aber nicht etwa dadurch veranlaßt, daß der Fruchtknoten untorquirt bleibt, sondern dadurch, daß er um eine ganze Peripherie, um volle 360° gedreht ist, wodurch wieder die ursprüngliche Knospenlage erreicht wird. Darwin[2]) drückt sein Erstaunen über diese eigenartige Erscheinung in folgenden Worten aus: »The position of the labellum is the more remarkable, because it has been purposely acquired, as shown by the ovarium being spirally twisted. In all orchids the labellum is properly directed upwards, but it assumes its usual position on the lower side of the flower by the twisting of the ovarium; but in Malaxis the twisting has been carried so far that the flower occupies the position which it would have held if the ovarium has not been at all twisted and which the ripe ovarium afterwards assumes by a process of gradual untwisting.«

Zu Experimenten stand mir leider keine dieser sonderbaren Formen zur Verfügung, so daß ich nicht sagen kann, ob das Labellum auch bei schräger resp. horizontaler Stellung der Spindel oben hin gebracht wird, oder ob die Drehung unter allen Umständen um 360° erfolgt. Man könnte versucht sein, die Erscheinung so zu erklären, daß in einem gewissen Alter der Blüthe (resp. Knospe) das Labellum normal unten hin gerichtet wird, während es zur Blüthezeit durch eine innere Umstimmung wieder die höchste Stelle einzunehmen hätte. Diese Erklärung wäre keineswegs eine gesuchte, denn es

1) Nach Pfitzer, Grundzüge einer vergl. Morph. d. Orch. pag. 54. 132.

2) Ch. Darwin, The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects. (On the fertilisation of Orchids) London 1877. pag. 131.



finden sich selbst bei radiatblüthigen Arten der Beispiele genug, wo die Blüthen in verschiedenen Altersstadien ganz bestimmte und wechselnde Lagen zum Horizont einnehmen. So entstehen viele Blüthen, wie die des Mohns, in aufrechter Stellung, richten sich durch aktive Krümmungen abwärts, um später sich wieder in derselben Weise aufrecht zu stellen. Die für Malaxis in Anregung gebrachte Annahme wäre also durch weitverbreitete Analogien gerechtfertigt. Es tritt dabei nur eine Schwierigkeit zu Tage, nämlich die Beantwortung der Frage, warum lösen die Knospen bei der Rückkehr in ihre angeborene Stellung die entstandene Torsion nicht auf? Die Auflösung der vorhandenen Torsion haben wir bisher als durchgängige Regel kennen gelernt, welche zu der hier vertretenen Erklärungsweise der Torsion in engster Beziehung steht. Man sollte danach erwarten, daß die in ihre Knospenlage zurückstrebenden Malaxis-Blüthen sich ebenso verhielten, wie Orchis- oder Cytisus-Blüthen, deren Spindeln man nach der Resupination umkehrt. Welche Gründe vorliegen, daß dies bei Malaxis nicht geschieht, das ließe sich erst bei Versuchen mit lebenden Objekten beantworten. Nur so viel soll hier erwähnt werden, daß die Weiterdrehung bis zu 360° sich nicht etwa mit unserer Torsionserklärung gar nicht in Einklang bringen ließe, sondern sich unter der Voraussetzung sehr wohl damit vereinigen läßt, daß die Lateralbewegung bei der erneuten Orientirung dieselbe Seite begünstigt, welche sie zuerst förderte, während die Epinastie eine sehr geringe ist. Es müßte dies z. B. dann zutreffen, wenn regelmäßig vor der neuen Orientirung ein Überschwenken stattgefunden hätte, wie es bei allen Orchideen zuweilen vorkommt. Nach einem derartigen Überschwenken liegen die Verhältnisse wesentlich anders und der kürzeste Weg in die ursprüngliche Lage ist der durch Weiterdrehen zurückzulegende.

Die Orientirungsweise der Malaxisblüthe steht ziemlich isolirt in der Reihe der mannigfachen Orientirungsbewegungen da und es war mir deshalb von größtem Interesse, durch Zufall eine Analogie zu finden, die freilich einen nicht normalen Fall betraf. An einem kräftigen Exemplar der Lobelia splendens var. atro-sanguinea, welche eben zu Hunderten in unseren Anlagen gezogen wird, und deren Blüthen, wie hier vorgreifend mitgetheilt werden soll, genau wie die der Orchideen vor dem Aufblühen resupinirt werden, fand ich zwei Blüthen vor, deren Lippen akroskop orientirt waren, und deren Blüthenstiel ebenfalls nicht untorquirt geblieben war, sondern wie die Stiele und Fruchtknoten von Malaxis sich um volle 360° gedreht hatte. Es ist dies bei der genannten Pflanze ein gewiß seltener Ausnahmefall, derselbe zeigt jedoch, wie eine Drehung um eine ganze Peripherie bei dorsiventralen Organen unter Umständen auftreten kann. Die eine der beiden abnorm gestellten Blüthen wurde untersucht, ohne daß sich jedoch irgend eine Abweichung gezeigt hätte, welche dies sonderbare physiologische Verhalten dem Verständniß näher gebracht hätte. Die andere Blüthe wird in Spiritus bewahrt.

Ein letzter Fall, welcher bei der Stellung der Orchideenblüthen beobachtet ist, braucht uns hier nicht lange zu beschäftigen. Es betrifft derselbe diejenige Kategorie von Blüthen, welche bezüglich ihrer Lage zum Horizont unempfindlich sind, oder doch nicht das Vermögen besitzen, auf geotropische Reize zu reagiren. Die Stellung der Blüthe im Raume richtet sich da natürlich ganz nach der Lage der Mutteraxe, oder bei gebogenen oder gekrümmten Spindeln nach der Lage des kleinen Stückes, dem der unbewegliche Blüthenstiel gerade inserirt ist. So findet man an einer, in schrägem Bogen herabhängenden Blüthenähre von Dendrochilon glumaceum Ldl. die Symmetrieebene der basalen Blüthchen schräg, mit dem Labellum oben, eine Strecke weiter an der Spindel horizontal, entsprechend weiter wieder schräg, mit dem Labellum unten, und schließlich vertikal, mit dem Labellum unten, stehen. Ein Gleiches beobachtete ich an einem blühenden Exemplar der Laelia albida Batem. Die Blüthen waren an der von mir im Frankfurter Palmgarten beobachteten Pflanze an horizontal überhängender Spindel entwickelt und hatten ihre Lippen alle der letzteren zugekehrt. Ob dies freilich das normale Verhalten ist, kann ich wegen Mangels an Vergleichsmaterial nicht entscheiden. — Auch konnte ich leider nicht experimentell untersuchen, ob hierher auch die Gattungen Nigritella und Epipogum zu zählen sind, deren Lippe an aufrechter Spindel oben stehen bleibt, oder ob bei schräger Stellung der Spindel die Knospenstellung als spezifische Normalstellung wieder aufgesucht wird, wie bei Masdevallia verrucosa.

Es würde außerhalb des Rahmens unserer Aufgabe liegen, nun alle Orchideengattungen und -Arten einzeln aufzuführen, bei welchen diese oder jene Orientirungsweise die gebräuchlichste ist. Wir wollen uns hier damit begnügen, das thatsächliche Vorkommen sehr verschiedener Wege, auf denen die Normalstellung erreicht werden kann, kurz übersehen zu haben. Wir wollen diese hochinteressante Pflanzenfamilie, mit deren außerordentlicher Vielgestaltigkeit nicht einmal die dem Proteus nachbenannte Familie, die der Proteaceen, wetteifern kann, nicht verlassen, ohne einmal danach gefragt zu haben, was denn wohl der Grund dafür sein kann, daß die Orchisarten das Labellum akroskop, die ganze Blüthe also eigentlich in verkehrter Stellung anlegen. Eine Antwort ist schon darauf zu geben möglich, aber es ist vorläufig nicht zu sagen, ob dieselbe auch thatsächlich zutrifft. Eine einzige Beobachtung, die man jederzeit an den Paradepflanzen eines Orchideenhauses, den Stanhopeen, machen kann, legt diese Antwort nahe. Diese Stanhopeen haben eine hängende Blüthenspindel und an dieser sind dann die Blüthen durch die Akroskopie des Labellums so angelegt, daß sie ohne eigenes Zuthun sich von vorne herein in normaler Stellung entwickeln und entfalten. Sind nun Epiphyten mit herabhängender Spindel die nächsten Stammpflanzen unserer und aller Erdorchideen, dann löst sich die Frage in einfacher Weise, wobei der Annahme eines Überganges der Infloreszenzaxe von positivem zu negativem Geotropismus kein Hinderniß entgegensteht.

Derartige Übergänge kommen, wie eben noch erwähnt, selbst in der Lebensgeschichte eines einzelnen Individuums vor. Das Plasma eines und desselben Organes kann in verschiedenen Entwickelungsstadien auf ganz gleiche Reize in verschiedenster Weise reagiren, wie es die Blüthenstiele des Mohns, die blüthentragenden Stengel des Pelargonium[1]) gegenüber der Schwere, die Blüthenstiele der Linaria cymbalaria gegenüber dem Licht thun. Eine derartige Umstimmung ist also keineswegs etwas Außerordentliches.

Die oben gegebene Erklärung für die eigenartige Anlage der Orchisblüthe hat die Einfachheit — aber auch nichts weiter für sich, was ich zu ihren Gunsten hier anführen könnte. Ganz dieselbe Frage tritt uns aber noch einmal bei den Lobeliaceen und anderen Pflanzen in ihrer ganzen Räthselhaftigkeit entgegen. Bei den letzteren bieten sich dieselben Anlageverhältnisse dar, aber es sind keine epiphytischen Familienangehörige vorhanden, welche man als die Urformen ansehen könnte, und es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß diese Formen selbst früher einmal ein Baumleben geführt haben,[2]) oder an senkrechten Wänden wuchsen, wo sie hängende Blüthenspindeln entwickeln konnten.[3]) Wir werden bei diesen Formen aber durch einzelne vorhandene Übergänge auf eine andere plausible Erklärungweise ihrer Eigenheit geführt. — Mit der Annahme einer »inneren Disposition« zu der Ausbildung, wie sie thatsächlich vorliegt, ist freilich weiter nichts gesagt, als was man eben vor sich sieht, und an die Stelle der einen Frage ist eine andere getreten, die uns nicht einen Schritt weiter bringt. Auf die exakte Lösung derartiger hochinteressanter Räthsel muß eben die Pflanzenphysiologie noch — und wahrscheinlich noch geraume Zeit — verzichten.

Nach der eingehenderen Behandlung der Orientirungsbewegungen bei den Orchideen bleiben für die Lobeliaceen und Balsaminaceen eigentlich keine wesentlich neuen Gesichtspunkte übrig.

Bei den meisten zygomorphen **Lobeliaceen** (Lobelia, Siphocampylos, Tupa etc.) ist, wie bei den Orchideen, die morphologische Unterseite die physiologische Dorsalseite, so daß, in physiologischem Sinne genommen, auch hier die Blüthen an aufrechter Spindel verkehrt angelegt werden. Je nachdem die Blüthen der Lobeliaceen exotropisch sind oder nicht, orientiren sich dieselben durch Torsionen bis zu 180° oder durch einfaches Übernicken nach der entgegengesetzten Spindelseite mittels allein auftretender Mediankrümmung. Die meisten Lobelien sind exotropisch, wobei der Heliotropismus der Blüthenstiele den ganzen Blüthenstand etwas einseitswendig machen kann. Die Einseitswendigkeit, welche bei Lobelia splendens zu beobachten ist, scheint sich übrigens bezüglich ihres Zustande-

1) Siehe Theil I. Seite 223.

2) Über eine Lobeliacee mit hängenden Zweigen siehe weiter unten.

3) Eine andere für die Lobeliaceen passende Erklärungsweise siehe weiter unten.

kommens an die von Digitalis purpurea anzuschließen.[1]) Die Lateralbewegung tritt bei den Lobelien oft in sehr hervorragender Weise auf, so, daß die Blüthen dadurch, bevor sie noch starke Medianbewegungen ausgeführt haben, seitlich umgekippt werden. Der Geotropismus sorgt dann dafür, daß sich die Blüthe aus dieser Lage wieder in die Normalstellung aufrichtet, während die Lateralbewegung deren Schwenkung bis zur exotropischen Endstellung vollzieht. Im Dunkelrecipienten kommt bei exotropischen Blüthen die Orientirung wie im Lichte durch Torsion zu Stande. Die Blüthen bleiben jedoch an der etiolirten Spindel meist klein und schwächlich, die Bewegungen sind wenig energisch. An künstlich abwärts gekehrter Mutteraxe öffnen sich die Blüthen der untersuchten Formen, nämlich der L. pyramidalis Wall. und L. syphilitica L., ohne Drehung, da sie mit der Abwärtskehrung in ihre Normalstellung schon eingeführt sind. Die Resupination präsentirt sich also auch bei den Lobelien als geotropische Orientirungsbewegung. Es soll hier kurz erwähnt werden, daß eine Lobeliacee, der Siphocampylus Orbignyanus DC., von Natur schlaffe hängende Zweige besitzt, an welchen die Blüthen keine oder nur geringe Torsionen auszuführen nöthig haben.[2]) Es ist dies übrigens die einzige Lobeliacee mit hängenden Zweigen, die mir bekannt wurde.

Auch bei den Lobeliaceen giebt es neben den Formen mit exotropischen Blüthen solche, bei denen der Heliotropismus der Blüthenstiele bei weitem die Exotropie überstimmt, bei denen also vornehmlich das Licht die Richtung der Blüthe und damit die Größe der Lateralbewegung bestimmt. Einem derartigen Verhalten begegnet man bei fast allen Lobelien vom Habitus der kleinen hellblauen L. Erinus L. An einseitig beleuchteten Stöckchen findet man durchschnittlich alle Blüthen dem Lichte zugewandt und je nach ihrer Ursprungsstelle am Stengel — ob an dessen Licht- oder Schattenseite — um 180° torquirt oder nur median übernickend. Daß die Exotropie den Blüthen nicht ganz mangelt, sondern vom Heliotropismus nur sehr in den Hintergrund gedrängt wird, das beweisen die Blüthenstellungen von Pflänzchen, die ziemlich allseitig beleuchtet werden und dabei zuweilen exotropische Bewegungen wahrnehmen lassen. Die Stellung der geöffneten langgestielten Blüthe von Lob. Erinus ganz in der Nähe des kurzen Sproßgipfels, welchen sie weit überragt, ist aber für einen von der Mutteraxe ausgehenden exotropischen Einfluß wenig geeignet. Die oberste Blüthe von L. Erinus verhält sich in ihrer Jugend wie etwa eine Orchisblüthe an entgipfelter Spindel.

Nach der Mannigfaltigkeit, welche uns bei den Blüthenstellungen der

1) Siehe Theil I. pag. 235.

2) De Candolle giebt im Prodromus Pars VII. pag. 405 »rami erecti« an. Diese, auf Herbarmaterial des Pariser Museums bezügliche Angabe ist wohl nicht zutreffend, da eine lebende Pflanze, offenbar mit De Candolle's S. Orbignyanus identisch, in den Royal Gardens in Kew normal hängende Zweige entwickelte.

Orchideen begegnete, ist es gewiß von Interesse, auch hier auf einige Lobelien hinzuweisen, welche eine spezifische Normalstellung insofern besitzen, als die drei Corollenzipfel, welche in der resupinirten Lobelienblüthe die Unterlippe bilden, normal oben stehen. Es sind das die Monopsis (Lobelia) lutea L. vom Cap, wie nach URBAN[1]) die ganze Gattung Monopsis, wahrscheinlich auch Lobelia thermalis Thunbg. und, wie ich noch hinzufügen kann, die ebenfalls daher stammende Lobelia ilicifolia Sims., deren Blüthen an aufrechter Mutteraxe nicht resupinirt werden.[2])

Wenden wir uns nach diesen Bemerkungen über die Lobeliaceen nunmehr zu den **Balsaminaceen**, so begegnen uns auch hier wieder sehr ausgesprochene zygomorphe Blüthen, welche gezwungen sind, das ursprünglich, morphologisch gegebene Oben und Unten ihrer Blüthen vollständig zu vertauschen, um in die Normalstellung zu gelangen. Die bekannteren Impatiensarten stellen sich bezüglich ihrer Blüthenstände in zwei Typen dar. Der eine, von der gemeinen Impatiens parviflora L. repräsentirt, trägt die Blüthen an langen Hochblattzweigen, welche aus den Achseln der obersten Laubblätter entspringen. Bei dem anderen Typus, wie ihn die Gartenbalsamine vor Augen führt, sitzen die Blüthen zu zwei, drei oder vier in den Achseln der Laubblätter an kurzer verkümmerter Axe. Betrachten wir nun zunächst die Blüthen bei Impatiens parviflora, so ist zu berücksichtigen, daß die Hochblattzweige wie die oberen laubblatttragenden Stammtheile gewöhnlich nicht vertikal stehen, sondern sich stark dem Lichte zuwenden, wodurch ihre Lage sich bis zur Horizontalen senken kann. Da die einzelnen Blüthen rings um die Axe vertheilt sind, so ist dadurch ihre Lage zur Erde eine sehr verschiedene; einige sind dadurch schon in die normale Lage, in welcher der Kelchsporn unten steht, eingeführt, andere tragen diesen Sporn horizontal, andere schräg seitlich, während die an der Unterseite sitzenden den Sporn direkt oben tragen. Je nach der verschiedenen Anfangsstellung ist die Art der Einführung in die Normalstellung verschieden. Median- und Lateralkrümmung sind bei diesem Objekte übrigens nicht deutlich von einander getrennt, sondern verwischen sich durch ziemlich gleichzeitige Combination unter einander und mit der Gravitationswirkung, welche die Blüthe wieder aufzurichten sucht.

---

1) URBAN, Die Bestäubungseinrichtungen bei den Lobeliaceen nebst einer Monographie der afrikanischen Lobeliaceen-Gattung Monopsis. Jahrbuch des Königlichen Botan. Gartens zu Berlin. Bd. I, 1881. Seite 260.

2) Wer Gelegenheit hat, diese Formen in CURTIS' Botanical Magazine nachzuschlagen, lasse sich durch die Angaben, daß die Blüthenstiele gedreht seien, nicht irreführen. Das Wort »Drehung« ist hier ganz gedankenlos gebraucht und soll heißen, daß die Blüthen dieser Arten gegenüber denen der meisten übrigen anders orientirt sind. Die Resupination der meisten Lobeliaceen ist SIMS augenscheinlich entgangen und er hält deshalb, ohne nachzusehen, diejenigen Blüthen für gedreht, deren Stellung die ursprüngliche geblieben ist.

Verhältnißmäßig vielen Blüthen geht das Bewegungsvermögen ab, sie verbleiben in jeder abnormen Lage.

Bei der Impatiens Balsamina L. treten Median- und Lateralkrümmungen mehr gesondert von einander auf, sie sind daher in ihren einzelnen Wirkungen besser zu erkennen. Sehr ausgesprochen ist anfangs besonders die Lateralbewegung, welche die Blüthe seitwärts umkippt. Die Blüthenstiele bleiben dabei oft ziemlich gerade gestreckt, da sich die Krümmungen nur in einer kurzen basalen Zone vollziehen.

Interessant und für das Verständniß der Lateralbewegung wichtig ist auch hier wieder die Thatsache, daß da, wo an der verkürzten Blüthenstandsaxe nur eine Blüthe sich ausbildet oder künstlich isolirt wird, diese meist auf die andere Seite des Tragblattes übernickt, ohne Lateralbewegung und ohne deshalb auch Torsion auszuführen. Es ist also für gewöhnlich die gegenübersitzende Knospe, welche das Wegwenden von ihrer Seite des Tragblattes veranlaßt und durch die inducirte Lateralkrümmung die erste Blüthe bei ihrer Mediankrümmung auf die Seite ihres Entstehungsortes zurückweist. Von der an sich verkümmerten Blüthenspindel geht bei den Balsaminen der Impuls zur Lateralbewegung nicht aus. — Bei gewissen Orchideen kann dieser Einfluß, wie wir gesehen haben, von der oberen Spindel allein ausgeübt werden.

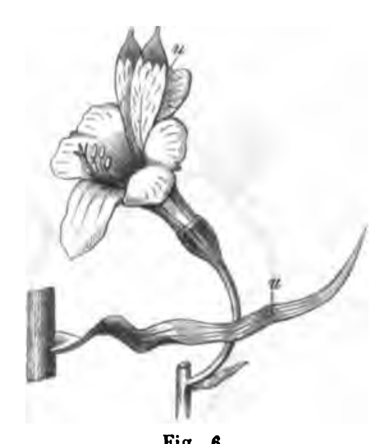


Fig. 6.
Blatt und Blüthe von Alstroemeria Ligtu L. Mit *u* ist bei beiden die morphologische Unterseite bezeichnet.

Bei der Impatiens fasciculata Lam. von Ceylon sitzen die Blüthen einzeln in den Blattachseln an langen Stielen; sie sind bezüglich der Hauptaxe streng exotropisch und demgemäß entsprechend um 180° torquirt. — Auch bei den Balsaminaceen werden Torsionen nicht ausgeführt, wenn die Muttersprosse abwärts fixirt werden und die Blüthen dadurch schon in die normale Lage eingeführt sind. Ausnahmen derart, daß der Kelchsporn normal oben hin orientirt bleibt, sind mir bei den Balsaminaceen nicht bekannt geworden. —

Es bleiben nach Betrachtung dieser ganzen Familien, bei welchen Resupinationen vorkommen, noch vereinzelte Spezies und die Gattung Alstroemeria zu erwähnen übrig, wo dieselben Verhältnisse obwalten.

Bei den Alströmerien von aufrechtem Wuchse werden sowohl Blüthen wie Blätter in verkehrter Stellung angelegt. Die Blüthen orientiren sich dann meistens durch Mediankrümmung des Stieles oder, falls Exotropie oder Heliotropismus zu Lateralbewegungen veran-

lassen, durch Torsionen. Die Blätter erfahren eine Drehung um eine halbe Peripherie meist in der basalen schmalen Strecke, so daß das auf der Unterseite ausgebildete Pallisadenparenchym oben hin gelangt. Dieses höchst sonderbare Verhalten der genannten Gattung ist durch eine Skizze von Alstroemeria Ligtu L. (Fig. 6) illustrirt.

Weiterhin kommen, soweit mir bekannt, Torsionen an Blüthen einzelner Arten der Gattungen Justicia, Goldfussia, Erythrina und Trifolium vor.

Während viele Arten der Gattung Justicia, die meist sehr ausgesprochen zygomorphe Blüthen aufweist, die Blüthen so, wie sie angelegt werden, zum Befruchtungsgeschäft gelangen lassen, giebt es einige, von denen mir Justicia speciosa Roxb. als besonders auffallendes Beispiel bekannt ist, bei welchen in der Kronröhre eine Umkehrung derart auftritt, daß die drei sonst unten stehenden Kronzipfel nach oben gerichtet werden, wo also scheinbar eine Lippenbildung von $^3/_2$ vorliegt (vgl. Fig. 7). Die Torsion der Kronröhre setzt sich, wie in dem abgebildeten Falle, oft deutlich aus einer Mediankrümmung und einer lateralen Außenbewegung zusammen, was ähnlich wie bei den Fruchtknoten der Orchis palustris noch in der Gestalt der fertig torquirten Corolle zum Ausdruck kommt. Neben torquirten Kronröhren genannter Justicia findet man auch solche, welche die Mediankrümmung allein ausgeführt haben, also auch ihre spezifische Normalstellung erreicht haben, aber nicht torquirt sind. Aus der Gattung Goldfussia standen mir zwei Spezies zur Beobachtung zur Verfügung, Goldfussia isophylla Nees. und Goldfussia anisophylla Nees. Bei beiden fällt die Dorsalseite auf die Mitte des unteren vorderen Kronzipfels. Die morphologische Unterlippe ist dadurch zur Oberlippe designirt und wird durch eine Mediankrümmung des unteren Röhrentheiles hintüber thatsächlich dazu gemacht. Die Blüthen nicken daher an den kurzen endständigen Infloreszenzen auf die andere Seite über, weisen jedoch in den meisten Fällen heliotropische oder exotropische Lateralbewegungen auf, welche eine größere oder geringere Torsion hervorrufen. Die Lateralbewegung erfolgt auch im unteren dünneren Röhrentheil,



Fig. 7.
Justicia speciosa. Linke Blüthe durch Mediankrümmung allein orientirt, rechte Blüthe durch Ausführung einer Lateralbewegung torquirt; beide in normaler Stellung. (Einer Abbildung der Pflanze von W. J. Hooker entnommen.)

in welchem demgemäß auch die Torsion auftritt. Bei Trifolium resupinatum L. geht die Drehung nach CARUEL[1]), welcher lebendes Material untersuchte, in dem basalen Theil der »corolla gamopetala« vor sich, indem die Stiele dieser Blüthen kurz und unbeweglich sind.

Bezüglich der Gattung Arachis, welche ihre Blüthen nach SAINT-HILAIRE (Morph. vég.) umkehren soll, kann ich leider nichts näheres angeben.

Einer Resupination begegnet man weiter bei der Erythrina crista galli L., einer in unseren Anlagen häufig gezogenen, mit großen scharlachrothen Blüthen begabten Papilionacee. Die große Mehrzahl der Erythrina-Arten, die ich kennen gelernt, E. herbacea, caffra, poianthes, velutina, carnea, zeigen ihre Blüthen in der bei Schmetterlingsblumigen sonst üblichen Stellung, daß die Fahne oben als schützendes Dach die anderen Blüthentheile überdeckt. Erythrina crista galli macht aber davon eine interessante Ausnahme, indem ihre Blüthen nachträglich so gedreht werden, daß die Fahne nach unten gerichtet wird. Die Drehung erfolgt im Blüthenstiel und beträgt an aufrechter Mutteraxe daher 180°. Die blüthentragenden Zweige dieser Pflanze stehen — wenigstens bei uns — meist nicht aufrecht, sondern hängen bogenförmig über. An ihren senkrecht stehenden basalen Stücken sieht man die Knospen deutlich ihre Medianbewegungen ausführen, welche das Vexillum gegen die Mutteraxe zu bewegen, bis die Lateralbewegung dasselbe davon wegwendet und nach außen richtet. Das etwas umgeschlagene große Vexillum ist dann nach unten gekehrt und das Staubfadenbündel von der Carina oben bedeckt. Diese Normalstellung wird von den Blüthen aus jeder Anfangsstellung gewonnen, an den bogenförmig gekrümmten Zweigen werden also die Orientirungsbewegungen je nach dem Insertionspunkte der Blüthen verschieden ausgeführt, wie das schon früher an den Blüthenständen epiphytischer Orchideen klar gemacht wurde. Die Rückenseite der Fahne, welche bei Normalstellung erdwärts gekehrt ist, scheint gegen stärkeres, vom freien Himmel kommendes Licht empfindlich zu sein, denn an künstlich fixirten Knospen, welche die Resupination nicht ausführen können, blasst die Fahne rasch ab und wird weißfleckig, viel früher, als dies bei resupinirten Blüthen eintritt, wo es erst um die Zeit des Abblühens geschieht. Eine unter dem Namen E. laurifolia im Frankfurter Botanischen Garten cultivirte Pflanze verhielt sich wie E. crista galli. Auch bei E. Corallodendron L. liegt, nach den Angaben PAYER's zu urtheilen, dieselbe Art der Resupination, wie bei den genannten beiden Species vor. E. Corallodendron stand mir lebend leider nicht zur Verfügung. PAYER giebt aber[2]) für diese von ihm untersuchte Art folgendes an: Dans les Erythrina, la position des sépales est inverse c'est à dire qu'il y en a deux antérieurs, deux latéraux et un postérieur . . . . Dans les Erythrina corallodendron

1) T. CARUEL. Nota sopra alcuni fiori rivoltati di Faseolacee. — Nuovo giornale botanico Italiano. Vol. XI. Gennaio 1879.

2) PAYER, Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857. Texte pag. 517.

où les sépales sont placés en sens inverse que dans les Trifolium ochroleucum, on comprend que les pétales qui alternent avec les sépales doivent aussi être placés en sens inverse, et que l'étendard, au lieu d'être postérieur sera antérieur, et c'est en effet ce qu'on observe . . . . Le côté de l'ovaire qui est fendu est dit ventral et l'autre côté dorsal. La règle générale c'est que le côté ventral est superposé au pétale appelé étendard; le ventre de l'ovaire sera donc postérieur dans le Trifolium et antérieur dans l'Erythrina corallodendron.« Payer kann zu diesen Angaben nur dadurch verleitet worden sein, dass er die isolirt beobachteten Entwickelungsstadien auf die ausgebildete und resupinirte Blüthe bezog, wobei er die nachträgliche Umdrehung der Knospe übersah.[1])

Überblicken wir nach diesen Erörterungen noch einmal die Reihe der Pflanzen, bei welchen Blüthen auftraten, welche zur Erreichung ihrer Normalstellung sich um eine halbe Peripherie drehen müssen, so begegnen uns sowohl in den Familien, denen diese Eigenthümlichkeit zukommt, als auch in den betreffenden Gattungen Gewächse, deren Blüthen normaler Weise nicht resupinirt werden. Bei den Orchideen waren es die Formen mit hängender Blüthenspindel und einige mit aufrechter (Nigritella), bei welchen keine Resupination stattfand. Unter den Lobeliaceen lernten wir die Gattung Monachanthus Urb. und Lobelia ilicifolia kennen, bei welchen die ursprüngliche Knospenlage zugleich die Normallage war. Unter den Justicien, Erythrinen, Trifolien kommen neben der Mehrzahl der Arten, welche nicht resupiniren, einzelne vor, welche Drehungen ihrer Blüthen aufweisen. Nur bei den Balsamineen war es mir nicht möglich, eine Form unter dem freilich beschränkten, mir zu Gebote stehenden Material zu finden, welche den Kelchsporn während der Blüthezeit oben trägt.

Man kann diese Beobachtungen einfach als eine Thatsache hinnehmen und sich dabei beruhigen, denn bei dem Versuch einer Befriedigung unseres Bedürfnisses nach Erkennung des Causalzusammenhanges in dieser Hinsicht verlieren wir den sicheren Boden der Erfahrung und des Experimentes unter den Füßen. Wenn wir aber heute sehen, wie einzelne Repräsentanten großer Familien, z. B. der Papilionaceen, die ihnen ursprüngliche, sozusagen angeborene Normalstellung vertauschen gegen eine andere, in welcher die Blüthenformverhältnisse umgekehrt werden, so wird es jedermann selbstverständlich erscheinen, jene Formen mit resupinirten Blüthen zurückzuführen auf solche, welche nicht erst drehen vor dem Aufblühen. Die Resupination stellt sich bei Erythrina crista galli, bei Justicia speciosa, Trifolium resupinatum als eine augenscheinlich später, einer eigenartigen Normalstellung zu liebe angenommene Eigenthümlichkeit dar, mittelbar hervorgerufen durch eine Verschiebung der physiologischen Dorsalseite

1) Vergleiche auch Rohrbach. Botan. Zeitung 1870 Seite 821, 822.

(unmittelbar wohl durch äußere biologische Faktoren). Was hier aber in wenigen Fällen vorliegt, das kann ebensogut bei anderen Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle nachträglich eingetreten sein, ohne daß an dem Prinzip der vorliegenden Überlegung etwas geändert würde: Mit genau der gleichen Berechtigung, wie wir die Resupination der Justicia speciosa als eine secundäre Erscheinung gegenüber ihren nicht resupinirenden Gattungsverwandten auffassen, dürfen wir annehmen, daß auch die Resupination der Lobelien ein nachträglich erworbener Charakter ist, obgleich dieselbe jetzt der großen Mehrzahl aller Lobeliaceen eigen ist. Was der Grund dafür ist, daß die ursprüngliche, mit der morphologischen Unterseite identische Ventralseite bei diesen Formen mit einem Mal zur physiologischen Dorsalseite wird, das ist wie gesagt eine biologische Frage für sich. Die eigenthümlichen Anlageverhältnisse bei den Alstroemerien, bei welchen, wie gesagt, Blätter wie Blüthen jetzt resupinirt werden müssen, legen die Vermuthung nahe, daß auch diese Pflanzen früher einmal unter Lebensbedingungen wuchsen, in welchen die anatomische Orientirung, die jetzt inhärent geworden, der Lebensweise von vornherein accommodirt war. Bei den Orchideen kann man im Zweifel sein, welches Verhältniß wohl das ursprüngliche gewesen sein mag: Ob das, wo an hängender Blüthenspindel das Labellum unten steht, wie bei den Stanhopeen oder das von Nigritella repräsentirte, wo an aufrechter Blüthenstandsaxe das Labellum oben stehen bleibt. Ich kenne keinen Umstand, welcher mehr für die eine oder die andere Ansicht spräche, halte aber, wenn man überhaupt eine Ableitung vornehmen will, die oben erwähnte von hängenden Blüthenständen dem ganzen Blüthenbau nach für die wahrscheinlichere.

Es wäre das, wie viel oder wenig man auch auf solche mehr philosophischen Erwägungen geben mag — mit welchen eine Disziplin der exakten Naturwissenschaft, die Geologie, aber in hervorragender Weise rechnet — immerhin eine Art, wie man sich die genannten Eigenthümlichkeiten erklären könnte, deren Möglichkeit wenigstens nicht zu bezweifeln ist. Es sei hier übrigens kurz erwähnt, daß Wetterhan[1]), gestützt auf eigenartige Befruchtungs- und Keimungsverhältnisse gewisser Orchideen, auch schon den Schluß gezogen hat, daß seit Ausprägung der Orchideenblüthe große Umwandlungen in den Lebensbedingungen stattgefunden haben müssen.

Nach diesem kurzen Excurs in das Gebiet der Hypothese, zu welchem die oben betrachteten räthselhaften Verhältnisse aber herausforderten, wenden wir uns nun wieder realeren Dingen zu. Die Reihe derjenigen wesentlich-zygomorphen Blüthen, deren Orientirung uns hier interessiren mußte, sei aber damit verlassen und es sollen uns jetzt die asymmetrischen Blüthen noch einen Augenblick beschäftigen.

Unter asymmetrischen Blüthen versteht man bekanntlich solche,

1) Wetterhan. Antiquity of Orchids. In »Nature« Vol. XX. pag. 58.

welche sich durch keine Ebene in symmetrische Hälften zerlegen lassen, während dies bei aktinomorphen Blüthen durch mehrere, bei zygomorphen nur durch eine Ebene möglich ist. Es resultirt jene Eigenthümlichkeit der asymmetrischen Blüthen meist daraus, daß einzelne Organkreise derselben ausgesprochen monosymmetrisch ausgebildet werden, daß aber die Symmetrieebenen aller oder einzelner Organkreise in verschiedenen Richtungen verlaufen. Zuweilen herrscht auch schon in einem einzigen Organkreise die Asymmetrie vor. Das letztere ist beispielsweise der Fall bei der Corolle von Centranthus, wo der Sporn in die Mediane fällt, die Oberlippe aber von einem der beiden oberen Kronzipfel gebildet wird, so daß die Lippenbildung nicht in der Mediane erfolgt. Bei Valeriana officinalis L. ist dagegen die Corolle bei radiatem Kelch median monosymmetrisch durch die Spornbildung des vorderen medianen Kronblattes und durch Lippenbildung der beiden hinteren gegenüber den 3 vorderen Kronblättern. Auch das dreizählige Andröceum ist monosymmetrisch ausgebildet, seine Symmetrieebene steht aber nicht median, sondern um 72° nach rechts[1]) von der Mediane verschoben. Das dreifächrige Gynäceum ist durch Fehlschlagen zweier Fruchtfächer ebenfalls ausgesprochen monosymmetrisch und stellt seine Symmetrieebene senkrecht zur Mediane.

Neben den Valerianaceen finden sich ganz allgemein asymmetrische Blüthen in der Familie der Marantaceen vor. Auch bei manchen Vochysiaceen veranlaßt der eine Staubfaden streng genommen eine Asymmetrie.

Die uns hier interessirende Frage ist nun die, ob die Symmetrale irgend eines Kreises eine bestimmte Stellung zur Gravitationsrichtung bei diesen Blüthen einzunehmen sucht, oder ob sich asymmetrische Blüthen in dieser Beziehung wie aktinomorphe verhalten. Untersuchen konnte ich in Bezug auf diesen Punkt nur die Blüthen von Valeriana officinalis, Centranthus ruber DC. und Canna coccinea Ait. — Die Blüthen der genannten Valerianaceen verhielten sich genau wie radiär gebaute. Die von Centranthus mit langen Spornen versehenen stehen fast vollkommen senkrecht aufwärts. Wird eine ganze Inflorescenz abwärts gehalten, dann führen die unterständigen Fruchtknoten energische geotropische Krümmungen aus. Der untere Theil der Kronröhre setzt, wenn nöthig, diese Krümmung weiter fort, bis schließlich die Öffnung der Blüthe senkrecht nach oben sieht. An den Blüthenständen der Valeriana officinalis sind nicht alle Blüthen so steil aufgerichtet, sondern großentheils mehr oder minder schräg oder horizontal gestellt. Das bloße Betrachten eines solchen Blüthenstandes zeigt da schon, dass die kurzen Sporne, mithin auch die Queraxen der Blüthen keine bestimmte Orientirung zum Erdradius zeigen, da sie bald oben, bald unten oder seitlich angetroffen werden.

Ganz anders verhält sich die genannte Canna. Die Blüthen dieser

1) Nach der hier angewandten Definition von links und rechts.

Pflanze stehen ziemlich steil von der Spindel ab, sind zweilippig, wenn auch nicht symmetrisch ausgebildet, das zurückgeschlagene Labellum sieht nach unten. Nach der Umkehrung der Blüthenspindel führen die Blüthen starke Medianbewegungen aus und fangen dann an sich zu torquiren, um das Labellum wieder nach unten zu stellen. Sie verhalten sich gerade so wie wesentlich zygomorphe Blüthen und wurden deshalb auch schon im ersten Theile der Arbeit erwähnt wegen des eigenartigen Verhaltens von Stiel, Fruchtknoten und Kronröhre bei der Orientirung. Als streng dorsiventrale Organe können wir die Blüthen der Canna vom physiologischen Standpunkte aus auch anstandslos den wesentlich-zygomorphen zuzählen, obgleich sie, geometrisch betrachtet, keine symmetrischen Hälften besitzen. Die Unregelmäßigkeit in der geometrischen Figur ist aber physiologisch ganz bedeutungslos, sie kommt nur morphologisch in Betracht.

Ebenfalls asymmetrisch sind auch die Blüthen vieler Gladiolusarten, indem derjenige hintere Perigonzipfel, welcher bei der normalen Lage der Blüthe der Spindel zugedreht wird, gewöhnlich größer ist, als die beiden anderen desselben Kreises (siehe Figur 2 der mit einem * bezeichnete), während der Scheitel der normal gestellten Blüthe auf ein inneres Perigonblatt fallt. Trotz ihrer geometrischen Asymmetrie haben wir aber Gladiolus, wie auch allgemein gebräuchlich, als schräg-zygomorphe Blüthe behandelt.

Angesichts der hier sich ergebenden terminologischen Schwierigkeiten, welche dadurch hervorgerufen werden, daß man einerseits den geometrischen, andererseits den physiologischen Standpunkt bei der Betrachtung maßgebend sein läßt, wird es nicht überflüssig sein, der terminologischen Seite der Frage noch einmal etwas näher zu treten. Der Ausdruck »echt-zygomorph« wurde in diesen Zeilen, welche den physiologischen Charakter in den Vordergrund stellen, nur von solchen monosymmetrischen Blüthen gebraucht, welche zugleich dorsiventral waren. Die auffallend monosymmetrisch ausgebildeten Randblüthen der Umbelliferen wurden ihres radiaten Charakters wegen, weil also ihre bilaterale Ausbildung eine rein äußerliche, gar nicht in das Wesen des Gebildes eingreifende ist, als »unwesentlich-zygomorph« bezeichnet. Die Blüthen des Epilobium angustifolium, welche auch ihrem ganzen Bau nach radiat sind, nur während der Blüthezeit durch unbedeutende geotropische Biegung von Kronblättern und Staubfäden monosymmetrisch werden, wurden ihrer Ausbildung und ihrem radiaten Charakter nach stillschweigend zur Illustration der Verhältnisse, wie sie bei radiären Blüthen gefunden werden, verwandt. Die ersten Versuche, welche ich mit E. angustifolium anstellte, waren in der Absicht vorgenommen, Aufschluß über das Verhalten zygomorpher Blüthen zu erlangen. Als sich dann zeigte, daß der radiate Charakter durch die geotropische Empfindlichkeit einzelner Blüthentheile nicht im mindesten alterirt worden war, wurde der rein geometrische Standpunkt ganz beiseite ge-

lassen und wurden nur dorsiventrale Organe als echt-zygomorph anerkannt. Will man anders vom geometrischen Standpunkt aus ganz streng und consequent verfahren, jede Verschiebung und unregelmäßige Ausbildung in einer radiaten Blüthe als ihren aktinomorphen Charakter alterirend betrachten, dann dürften sich in der Natur schwerlich überhaupt noch Blüthen finden, die genau radiat sind. Geotropismus, Heliotropismus und autonome Nutationen wirken so allgemein auf die Theile aktinomorph angelegter Blüthen etwas ein, daß sich wohl die meisten als monosymmetrisch herausstellen, wenn man ihren Umriß als mathematische Figur auffassen will. Von geringen Abweichungen in dieser Hinsicht bis zu ziemlich ausgesprochener Monosymmetrie geht der Weg nur durch allmähliche quantitative Veränderungen, ohne daß eine scharfe Grenze festzustellen möglich wäre, wo »polysymmetrisch« (radiat), wo monosymmetrisch. Ein die ganze Qualität beeinflussendes Moment kommt aber mit dem Charakter der Dorsiventralität hinzu. Um diesen prinzipiellen Unterschied auch kurz ausdrücken zu können, wurden eben die Ausdrücke »wesentlich- und unwesentlich-zygomorph« eingeführt, was nach dem Gesagten gerechtfertigt erscheinen wird. Daß die zygomorphe Gestalt in beiden Fällen eine inhärente oder eine nachträglich angenommene sein kann, wurde von VÖCHTING[1]) und DUFOUR[2]) gezeigt.

Orientirungsbewegungen von Blättern.

Wir verlassen damit die Betrachtung der Blüthen, jener großen Gruppe dorsiventraler Gebilde, bei welchen die Orientirungsbewegungen am reinsten und vollkommensten sich darstellen, weil Lichtstrahlen die Lage der Symmetrale nicht beeinflussen, wie dies bei Blättern der Fall ist. Die letzteren suchen nicht nur eine bestimmte Stellung zum Erdradius einzunehmen, sondern werden in ihren Bewegungen und Stellungen vom Lichte ganz erheblich beeinflußt, derart, daß ihre Lage zum Erdradius eine, an sich betrachtet, unnatürliche sein kann. Seltsamerweise sind es aber gerade die Laubblätter gewesen, an welchen man bisher die Studien über die Orientirungsbewegungen vornahm, so daß deren Verhalten bei gewissen Versuchen ziemlich gut bekannt ist, während die zygomorphen Blüthen seither fast gänzlich unbeachtet geblieben waren. Aber trotz jenes eingehenden Studiums, welches den Bewegungen der Blätter seit BONNET[3]) zugewandt war, werden die Resultate, welche man daraus gewonnen,

---

1) H. VÖCHTING. Über die Ursachen der Zygomorphie der Blüthen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft. 1885. Bd. 3, pag. 341.

2) DUFOUR. De l'influence de la gravitation sur les mouvements de quelques organes floraux. Archives des Sciences physiques et naturelles. Novembre 1885. Troisième période, tome XIV. pag. 417 (Extrait pag. 5).

3) BONNET. Recherches sur l' usage des feuilles dans les plantes. 1754.

niemanden befriedigen, welcher sich ernster um das Zustandekommen ihrer Orientirungsbewegungen kümmert.

Es wäre überflüssig, an dieser Stelle auf die Befunde und Vorstellungen älterer Forscher einzugehen, da dies in kritischer Darstellung von DE VRIES bereits in diesen »Arbeiten« geschehen ist.[1]) Die Ansicht, welche dieser Autor an Stelle der von ihm verworfenen älteren setzte, ist es, welche ihrerseits hier einer kurzen Besprechung und Prüfung unterworfen werden soll. DE VRIES faßt seine Meinung über das Entstehen der Orientirungstorsionen[2]) in folgenden Worten zusammen: »Die auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung kann in stark wachsenden, nicht vertikalen Pflanzentheilen Torsionen verursachen, welche durch das Wachsthum dauernd und immer größer gemacht werden. In allen von mir untersuchten Fällen, worin Pflanzentheile aus künstlichen unnatürlichen Lagen durch Torsion die natürliche Stellung wieder zu erreichen suchen, müssen die Torsionen dieser Ursache zugeschrieben werden. Der einfache anschauliche Beweis dafür ist der, daß die gleichen Theile unter gleichen Umständen sich nicht tordiren, wenn durch Entfernung der Belastung zugleich das einseitige Übergewicht entfernt worden ist.«

Nachdem im ersten Theil dieser Untersuchungen für die Blüthen der Nachweis Fall für Fall erbracht wurde, daß das durch Belastungsverhältnisse erzeugte statische Moment nicht als die Ursache der Torsion angesehen werden kann, war mir das Gleiche auch für Blattorgane wahrscheinlich. Immerhin ist es aber von vornherein denkbar, daß bei der großen Flächenausdehnung der Blätter das statische Moment eine größere Rolle bei deren Torsionen spielt; daß sich also Blätter in dieser Beziehung wesentlich anders als Blüthen verhalten. Jedenfalls wäre es ein übereilter Analogieschluß, die an Blüthengebilden gewonnenen Resultate ohne weiteres auch als für Blattgebilde gültig anzunehmen, und es stellt sich deshalb die Aufgabe ein, die Frage, inwieweit Torsionen und Belastungen zusammenhängen, auch bezüglich der Blätter noch einmal eingehend zu erörtern. Die Versuche, auf Grund deren H. DE VRIES die oben citirte Anschauung gewann, bezogen sich sowohl auf Blätter, als auf wagrecht sich ausbreitende Sprosse, die mit dekussirten Blattpaaren besetzt, in der Regel Torsionen um 90 ° pro Internodium ausführen, um die Blätter zweizeilig in eine Horizontalebene zu bringen. Bei den uns hier zunächst interessirenden Blättern beobachtete DE VRIES nach inverser Stellung derselben sowohl Krümmungen wie Torsionen. Entfernte er aber durch scharfe Schnitte vorher die Spreite (und das obere Ende der Blattrippe) und ließ nur den Stiel und ein Stück der Blattrippe allein stehen, dann traten wohl Krümmungen, niemals aber Torsionen ein. Diese Erfahrung interpretirt

---

1) Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg, pag. 223.

2) l. c. pag. 276.



de Vries so: »Augenscheinlich war es also die Last der Spreite, welche die Torsion verursacht und zwar dadurch, daß beim Anfange des Versuchs die sich aufwärts krümmende Mittelrippe nicht genau in einer vertikalen Ebene blieb, sondern sich etwas seitwärts bog, wodurch für den unteren Theil der Rippe eine auf beiden Seiten ungleiche Belastung entstand. Die hierdurch entstandene mechanische Torsion wurde durch das von ihr beeinflußte Wachsthum bleibend und immer größer, so lange die tordirende Ursache noch da war.« An Kürbisblättern, welche eben von der Aufwärtskrümmung zur Torsion übergingen, gewahrte de Vries nach dem Entfernen der Spreiten, wie die begonnene Torsion wieder zurückging. — De Vries läßt bei der Beurtheilung dieser Versuche einen Einwand zu, nämlich die Beeinträchtigung der Ernährung der Blattstiele und Rippen nach der Entfernung der Spreite. Um den Einfluß dieser Störung zu prüfen, ersetzte er an isolirten Blattrippen das Gewicht der Spreite durch andere Gewichte, so z. B. Stecknadeln, welche mit Siegellacktröpfchen beschwert derart in die Rippen gespießt wurden, daß sie ein einseitiges Übergewicht darstellten. So behandelte Blattrippen sollen sich dann nach der Seite des Übergewichtes hin torquiren[1]), womit de Vries die wesentliche Bedeutung der Belastung für das Entstehen der Torsion erwiesen zu haben glaubt.

In gleicher Weise soll die Drehung der Internodien an den horizontalen Zweigen vieler Sträucher dadurch hervorgebracht werden, »daß das obere Blatt (des opponirten Blattpaares) entweder ein größeres Gewicht oder doch ein größeres mechanisches Moment hat, als das untere, und daß die hierdurch entstehende, auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsion ist.« Wurden nämlich an solchen horizontalen Sprossen vor ihrer Torsion die Blattpaare entfernt, dann trat dieselbe überhaupt nicht auf. Wurde das obere Blatt allein entfernt, dann soll die Drehung ebenfalls unterblieben sein. Wenn andererseits nur das untere Blatt entfernt, das obere aber stehen gelassen wurde, so beobachtete de Vries eine Torsion um etwa 90°.

So bestechend alle diese Versuche zu sein scheinen, so kommt denselben eine Beweiskraft gleichwohl nicht zu. Man muß zunächst bedenken, daß mit dem Abschneiden der Spreite der Blätter nicht nur einfach ein mechanisches Gewicht entfernt ist, sondern daß diese Operation tief in die ganzen Lebensvorgänge einzugreifen geeignet ist. Das Verhalten solch total verstümmelter Krüppel ist mit dem intakter, gesunder Organe nicht vergleichbar. Die veränderte Ernährung ist die geringste Störung,

1) Bei hinreichender Überlastung trifft das auch zu, die Torsionen sind aber dann etwas anderer Natur und die Stiele stellen sich dadurch allein nicht so, daß die Spreite später horizontal stände. Bei sehr duktilen Geweben genügen natürlich schon geringe Belastungen, um eine Torsion unter Umständen hervorzurufen. Siehe Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875. Seite 150 ff.

welche dabei zu beachten ist. Weit gewichtiger ist schon der correlative Einfluß, welchen die Spreite auf die Bewegungen des Stieles ausüben wird. Es kommt auf die Stimmung des Gebildes als morphologische und physiologische Einheit an. Sobald diese Einheit gestört wird, hört das Organ auf, direkt mit intakten, gesunden Organen vergleichbar zu sein. Aber ganz abgesehen davon, lassen sich den de Vries'schen Versuchen mit Blättern andere entgegenhalten, welche damit nicht in Einklang gebracht werden können. Nach dem, was im ersten Theil über den höchst unbedeutsamen Einfluß einseitiger Übergewichte auf die Orientirungsbewegungen der Blüthen gezeigt wurde, genügen einige wenige Versuche, um dasselbe auch für die Bewegungen von Blattorganen erkennen zu lassen. Wenn nämlich wirklich eine geringe einseitige Überlastung auf »rein mechanischem« Wege ausgesprochene Torsionen hervorrufen soll, dann müßte consequenterweise jedes in Ruhelage befindliche Blatt, jeder Zweig zu beiden Seiten seiner Drehaxe völlig gleich belastet sein, wie ein Wagebalken im Gleichgewicht. Ein einziger Blick in einen Garten genügt aber schon, um erkennen zu lassen, daß dem ganz augenscheinlich in vielen Fällen nicht so ist. Man kann die Verhältnisse, auf die es hier ankommt, aber auch künstlich auf die Spitze treiben. Ich befestigte auf junge Blätter von Corylus Avellana L., von Deutzia scabra Thunb. und vielen anderen Sträuchern einseitig kleine Pappscheiben: diese Blätter erhielten ihre fixe Lichtlage trotz des Gewichtes mit großer Zähigkeit.[1]) Andererseits schnitt ich von solchen Blättern einseitig große Stücke der Spreite weg, an den Blättern der Robinia die sämmtlichen Fiederblättchen einer Seite. Die einseitig überlasteten Stiele blieben abgesehen von der ersten kleinen Schwankung in ihrer Lage. Invers gestellte Blätter wurden in großer Zahl einseitig belastet und es zeigte sich, daß sie sich bei der Ausführung der Torsion keineswegs immer nach dem Sinne des wirkenden Gewichtes drehten, sondern diesem oft entgegen und zwar immer dann, wenn es galt, die normale Lage auf kürzestem Wege zu erreichen. Wird freilich das Gewicht unverhältnißmäßig groß gewählt, so daß es von vorn herein eine starke Neigung auf eine Seite hervorruft, dann folgt ihm die aktive Drehung in gleichem Sinne; das hat aber darin seinen Grund, daß das Blatt dadurch in eine Lage gebracht ist, aus welcher es auch ohne weiteres Zuthun des Gewichtes auf demselben (d. h. kürzesten) Wege in die Normallage zurückkehren würde. Das Gewicht wirkt da nur insofern bestimmend auf die Drehung ein, als es einen kürzesten Weg zur Normallage schafft. Im Übrigen erfolgte die Orientirungstorsion von Blättern trotz antagonistischer Belastung so, wie es nach der für Blüthenbewegungen entwickelten Anschauung zu

1) Es versteht sich von selbst, daß man das Übergewicht nicht zu hoch greifen darf. Es darf immerhin so gewählt werden, daß es zunächst das Blatt etwas einseitig herabbiegt, dann wird das letztere aber wieder in die fixe Lage gehoben.

erwarten war. BONNET[1]) beobachtete übrigens schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts, daß die spezifisch leichteren Blätter im Wasser dieselben Bewegungen ausführen, um in ihre normale Stellung zu gelangen, wie in der Luft.

Auch die Angaben bezüglich der Torsionen horizontaler Internodien sprechen, oberflächlich betrachtet, scheinbar sehr zu Gunsten der Wirkung eines Gewichts. Einmal gilt aber bezüglich der vorgenommenen Verstümmelung der eben erst gemachte Einwand. Zweitens geht aber aus dem Versuch, bei welchem das untere Blatt entfernt, das obere stehen gelassen wurde, gerade das Gegentheil von dem hervor, was DE VRIES daraus schließt. Wäre nämlich das statische Moment dieses Blattes die Ursache der Torsion, dann könnte dieselbe nicht bei 90° aufhören, wenn das Blatt horizontal absteht, denn gerade dann ist das statische Moment, welches rein mechanisch auf eine Torsion der Mutteraxe hinwirkt, am größten. Es zeigt somit gerade dieser DE VRIES'sche Versuch auf das Evidenteste, daß das Gewicht eine sehr untergeordnete Rolle spielt, die von den aktiven physiologischen Vorgängen geradezu ignorirt resp. überboten wird. Das sieht man auch sofort, wenn man das untere Blatt eines noch ungedrehten Zweiges künstlich, nicht allzusehr, aber doch so beschwert, daß es entschieden ein größeres Gewicht repräsentirt, als das obere. Es erfolgt dann die Torsion wie gewöhnlich; das untere Blatt wird um 90° gehoben, das obere leichtere um ebensoviel gesenkt. Der Einwand, daß die Bewegungsfähigkeit des Internodiums zu der Zeit überhaupt aufhöre, wo das Blatt eben in die Horizontale eingerückt ist, läßt sich leicht durch das Verbringen eines eben fertig torquirten Zweigstückes in abnorme Lagen entkräften. Es werden dann nämlich von neuem Drehungen ausgeführt.

FRANK, welcher sich kurz vorher mit dem Zustandekommen der normalen Stellung der Laubblätter beschäftigt hatte,[2]) beschrieb wohl auch schon, und zwar in sehr eingehender Darstellung Orientirungstorsionen bei Blättern und Internodien; um den eigentlichen Torsionsmechanismus hatte er sich jedoch wenig gekümmert, insofern man nicht seine Hypothese von der eigenartigen Polarität der Zellstofftheilchen als einen Versuch dazu betrachten will. Die Torsionen waren diesem Beobachter nur in so weit von Interesse, als sie dazu beitrugen, dem Organ zu seiner fixen Lage zu verhelfen. Abgesehen von der im Prinzip richtigen Beschreibung der Torsionen hat FRANK einen bedeutsamen Punkt besonders hervorgehoben, nämlich das Erreichen der fixen (normalen) Lage durch Torsionen auf dem kürzesten Wege.

Zwei andere Autoren, J. WIESNER und O. SCHMIDT, welche sich später als DE VRIES um die Erforschung des Zustandekommens der fixen Lage von

1) BONNET, l. c. Theil I.

2) A. B. FRANK, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Licht und von der Gravitation. Leipzig 1870.

Blättern bemühten, sahen sich, um eine Ursache für die Torsionen dieser Gebilde bei der Hand zu haben, genöthigt, sich der Anschauung de Vries' anzuschließen.

Frank hatte zwar auch schon einen Weg angedeutet, auf dem man das Entstehen einer Torsion erklären könne, nämlich durch das relativ stärkere Wachsthum der peripheren Gewebe des sich torquirenden Organes gegenüber den axilen. Bei einem fertig torquirten Organ liegen ja derartige Längendifferenzen ganz offenbar und nothwendigerweise vor. Mit dieser einfachen Umschreibung der Thatsache war aber kein Schritt weit des unbekannten Terrains gewonnen, zumal ein Zusammenhang zwischen dieser Torsionsursache und der hypothetischen Polarität transversalgeotropischer resp. -heliotropischer Gebilde genau betrachtet gar nicht zu erkennen war. Die de Vries'sche Erklärung bot das erste handgreifliche Moment dar, welches in gemeinverständlicher Weise auf eine Torsion hinwirken konnte. Wiesner[1]) schloß sich nach Wiederholung einiger Versuche von de Vries, welche zu denselben Resultaten führten, dessen Anschauung über die wesentliche Bedeutung des Übergewichtes bei Torsionen an, glaubte jedoch, daß auch das Licht eben so gut die Drehung des Internodiums, bei Cornus z. B., veranlassen kann, wie das Übergewicht des oberen Blattes. Wiesner fühlt bei seinen Betrachtungen offenbar die Unzulänglichkeit des rein mechanischen Faktors, ohne jedoch die letzten Konsequenzen zu ziehen. Nachdem er die de Vries'schen Versuche besprochen, sagt er: »Ich habe die Versuche an Cornus mas und C. sanguinea wiederholt, auch in verschiedener Weise abgeändert und bin genau zur selben Auffassung gelangt. Nur möchte ich bemerken, daß allerdings an etiolirten Trieben es stets die Belastungsverhältnisse sind, welche die vertikalen Blattpaare, d. h. jene Paare, deren Glieder ihrer Anlage nach vertikal über einander zu stehen kommen, ausschließlich in die wagerechte Lage bringen, nicht aber stets an solchen Trieben, welche unter dem Einflusse des Lichtes stehen. Hier kann das Licht durch positiven Heliotropismus eben so gut, als durch das Übergewicht des oberen Blattes die Drehung der Blätter eines vertikalen Paares und damit die Drehung des Internodiums veranlassen. Ja, ich möchte glauben, daß der gewöhnliche Fall der ist, daß die Blätter eines vertikalen Paares sich im labilen Gleichgewichte befinden, welches durch positiven Heliotropismus des Blattstieles gestört wird, wodurch die Drehung des Blattpaares eingeleitet wird.« Weiter bemerkt Wiesner, daß »die mechanische Drehung der Blattpaare durch äußere Kräfte, wie sich später zeigen wird durch das Licht, sistirt werden kann, die Drehung also nicht stets zur Gleichgewichtslage der Blätter eines Paares führt.« —

Daß es aber das Licht nicht ist, welches die Drehung auf einem ge-

1) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. p. 52 ff. In den Denkschriften der Kaiserl. Akadem. d. Wissenschaften. Math.-naturw. Klasse. 43. Bd. Wien 1882.



wissen Punkte sistirt, geht ja aus der kaum mitgetheilten Beobachtung an etiolirten Trieben hervor, bei welchen die Bewegung auch unter Lichtabschluß sistirt wird, sobald die ursprünglich vertikal über einander stehenden Blätter in die wagerechte Lage kommen. Man sieht daraus, daß die Wiesner'sche Kombination von nicht näher definirten heliotropischen Wirkungen mit denen der Last ebensowenig geeignet ist, die thatsächlich vorliegenden Drehungsverhältnisse zu erklären, wie das Aufsuchen des stabilen Gleichgewichts seitens der Last allein.

O. Schmidt[1]) machte dann die Torsionen von Blättern zum Gegenstande einer speziellen Untersuchung. Wie schon kurz bemerkt, kam dieser Beobachter allerdings auf einem neuen Wege zu demselben Resultate wie de Vries. Schmidt glaubt nach seinen Untersuchungen,[2]) »daß Wiesner seinerseits die Bedeutung der Belastungsverhältnisse beim Zustandekommen der fixen Lichtlage nicht genügend gewürdigt, um nicht zu sagen verkannt hat«, und sagt im Anschluß daran: »Ebenso wird seine Vorstellung über die Mechanik der sog. heliotropischen Torsionen sich als unrichtig erweisen; es soll gezeigt werden, daß wir zu einer mechanischen Erklärung derselben nicht der Annahme einer besonderen Kraft (des Lichtes) bedürfen, sondern daß wir genöthigt sind, die sog. heliotropischen Torsionen mit den durch Belastungsverhältnisse verursachten in eine und dieselbe Kategorie zu stellen.« Es gründet sich diese Ansicht auf die Beobachtung, daß Pflanzen, welche am Klinostat rotirten und in der Richtung der Klinostatenaxe von der Rückseite her beleuchtet waren, keine Torsionen ihrer Blätter zeigten, während in gleicher Weise beleuchtete ruhig dastehende Pflanzen starke heliotropische Torsionen ihrer Blattstiele aufwiesen. Die Versuche wurden so oft wiederholt, daß Täuschungen durch an sich abnorme Objekte völlig ausgeschlossen waren. — Das Resultat der Schmidt'schen Versuchsreihe ist ein höchst merkwürdiges, und es liegt nahe, wenn man das Verhalten in mechanisch möglichst einfacher Weise sich erklären will, es auf Kosten der Aufhebung einseitig wirkender Belastung zu setzen. Nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen und nach meinen eigenen Versuchen mit künstlich belasteten Blättern, welche direkt beweisen, daß die gebotene Ungleichheit der Belastung nicht maßgebend ist für die Drehungsrichtung, kann diese Interpretation trotzdem nicht zulässig sein und muß durch eine andere ersetzt werden.[3]) Um denjenigen Lesern dieser Zeilen, welche die Schmidt'sche Arbeit kennen, jeden Zweifel darüber zu benehmen, welcher aus den gemachten bestimmten Angaben und den Deutungen noch anderer Versuche zurückbleiben könnte, muß ich noch einen Versuch, welchen Schmidt für seine Ansicht in's Feld führt, hier näher besprechen. Es

1) Oscar Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Inaugural-Dissertation. Berlin 1883.

2) l. c. Seite 18 oben.

3) Siehe weiter unten darüber.

handelt sich dabei um den Punkt, daß von zwei seitlich beleuchteten opponirten Blättern das eine rechtsum, das andere linksum dreht. SCHMIDT beobachtete diese von FRANK schon hervorgehobene Erscheinung an einseitig beleuchteten jungen Phaseolus-Pflanzen und meint, »daß die von FRANK be»tonte »»unerklärliche Fähigkeit, daß ein und dasselbe Glied je nach Bedürf»niß hier rechts-, dort linksum, nämlich auf dem kürzesten Wege sich um »seine Axe drehen kann,«« ihre Erklärung findet.«[1]) — »Da nämlich die beiden »opponirten Blätter von Phaseolus multiflorus«, sagt er weiter, »in den »meisten Fällen vollkommen symmetrisch entwickelt sind, so daß das eine »fast genau das Spiegelbild des andern darbietet, so wird, wenn z. B. bei »einer in Normalstellung[2]) befindlichen Pflanze die vordere Hälfte des lin»ken Blattes stärker entwickelt ist, als die hintere Hälfte, auch bei dem »opponirten Blatte die entsprechende, also ebenfalls vordere Hälfte kräftiger »entwickelt sein. Da nun die durch die ungleiche Entwickelung beider »Blatthälften gebotene Ungleichheit der Belastung maßgebend ist für die »Drehungsrichtung, so muß nothwendigerweise das an der rechten Seite »des Stengels inserirte Blatt sich rechtsum, das opponirte Blatt aber links»um drehen.« — Wenn nun aber die besagte Pflanze beispielsweise von der entgegengesetzten Seite beleuchtet worden wäre? Dann hätten sich sicherlich, trotz des jetzt entgegenwirkenden statischen Momentes die Blätter dem Lichte ebenfalls auf kürzestem Wege zugewandt. Dieser einfache Controlversuch, — ja schon eine einfache Überlegung auf Grund bekannter Thatsachen, würde SCHMIDT sofort über seinen Fehlschluß belehrt haben.

Die merkwürdigen Ergebnisse, welche sich am Klinostat zeigten, verlangen wie gesagt deshalb eine andere, weniger einfache Erklärung, und es muß dabei berücksichtigt werden, daß neben der einseitigen Belastung auch die einseitige Gravitationswirkung, insofern sie geotropische Bewegungen hervorruft, dabei aufgehoben wurde. Es handelte sich bei jenen Versuchen SCHMIDT's allerdings um heliotropische Bewegungen; da STAHL[3]) aber eine höchst auffallende, gegenseitige Beeinflussung beider experimentell aufgefunden hat, wird jene Entdeckung SCHMIDT's vielleicht einmal neue und höchst interessante Beziehungen zwischen geotropischen und heliotropischen Bewegungen klarlegen helfen. Daß solche existiren

1) Das hier unverändert wiedergegebene SCHMIDT'sche Citat entspricht wegen der Weglassung des Wortes »scheinbar« vor »unerklärlich« nicht mehr dem FRANKschen Sinne.

2) Unter »Normalstellung« versteht S. diejenige, in welcher das Licht senkrecht auf die Insertions- resp. Meridianebene der Blätter einfällt. Das Wort, jedenfalls von dem mathematischen Begriff der »Normale« abgeleitet, darf also durchaus nicht mit dem verwechselt werden, was man in der Pflanzenphysiologie sonst mit »Normalstellung« bezeichnet, und ist daher sehr unglücklich gewählt.

3) E. STAHL, Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft. Bd. II. 1884. Seite 383.



müssen, geht schon allein daraus hervor, daß sonst geotropisch recht empfindliche Blätter ihrer »fixen Lichtlage« zu liebe alle denkbaren abnormen Lagen zum Erdradius annehmen, als ob sie ihren Geotropismus bei dem Lichtgenuß gänzlich verloren oder — umgewandelt hätten. Denn es sind nicht etwa Gleichgewichtslagen zwischen dem Geotropismus und dem Heliotropismus, welche dabei zu beobachten sind.

Vorgreifend sei hier schon erwähnt, daß ich bezüglich der Lateralbewegung von Blüthen am Klinostat zu ganz ähnlichen merkwürdigen Resultaten wie Schmidt bezüglich der heliotropischen Bewegungen gelangte. Denselben ist weiter unten eine kurze Besprechung reservirt.

Die etwa ein Jahr nach der Schmidt'schen Arbeit von Ambronn [1]) noch ausgesprochene Meinung über das Entstehen heliotropischer und geotropischer Torsionen ist bereits im ersten Theil [2]) ausführlich besprochen.

Aus den obigen eingehenden Auseinandersetzungen geht wohl zur Genüge hervor, daß die Rolle, welche einseitige Übergewichte bei den Orientirungstorsionen spielen, keine wesentliche, keine maßgebende, sondern nur eine sehr untergeordnete sein kann. Physiologische aktive Orientirungsbewegungen, durch Reize veranlaßt, sind, wie wir es eingehend schon bei zygomorphen Blüthen beobachtet haben, so auch hier die Seele dieser Torsionen; wohl können die letzteren vom Gewicht der Organe unterstützt werden, anderenfalls überwinden sie dieses mechanische Hinderniß aber, so lange es nicht zu groß, mit der Kraft der durch Turgor und Wachsthum erzeugten Spannungen. Auch für die Orientirungsbewegungen der Blätter läßt sich dies leicht zeigen und es ist dies mit der Berufung auf eigene Experimente in dieser Richtung geschehen. Es bleibt hier nur noch die Aufgabe, die Torsionen der Blätter auf andere Weise zu erklären, und auch dies kann leicht nach dem, was wir bereits über dorsiventrale Blüthen wissen, in der Weise geschehen, daß sich die vollkommene Analogie der Bewegungen in beiden Fällen ergiebt. Der Einfachheit halber halten wir uns lediglich an geotropische Torsionen und lassen die heliotropischen, welche zu weiteren Complikationen durch das Endziel einer, bezüglich der Orientirung zum Erdradius oft abnormen fixen Lichtlage führen, ganz bei Seite.

Wird ein junger Laubsproß, der senkrecht bei gleichmäßiger Beleuchtung ausgetrieben ist, dessen Blätter also der Mutteraxe in ihrer ursprünglichen Lage inserirt sind, künstlich vertikal abwärts fixirt, so führen die Blätter Bewegungen aus, um aus der abnormen Lage wieder in die normale zurückzukommen. Hat man dazu beispielsweise einen Sproß von Philadelphus coronarius L. verwandt, so sieht man, wie sich zunächst alle Blätter durch starke Mediankrümmungen erheben, bis ihre Spreiten etwa senkrecht

1) Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1884. Heft 5. Seite 183.
2) Seite 249.

stehen. Dann tritt auf einmal zu dieser negativ geotropischen Bewegung, welche in diesem Falle genau in der Mediane erfolgte, eine andere hinzu, welche das Blatt aus jener Ebene hinausschiebt und es seitlich umkippt. Wurde der Blattstiel vor der Anstellung des Versuches auf vier Seiten mit scharfen Tuschmarken von Millimeter-Abstand versehen, dann sieht man jetzt, daß diese Lateralbewegung von dem relativ stärkeren Wachsthum einer Seitenkante des Blattstiels veranlaßt wird. Während diese Bewegung weiterdauert, beginnt nun auch das Blatt auf die geotropischen Reize, welche sich bezüglich der neu eingenommenen Lage geltend machen, zu reagiren. Das Blatt bringt durch das Wachsthum der jeweils unten liegenden Gewebepartien und mit Hilfe der Epinastie die Oberseite nach oben in die normale Stellung zurück. Wie sich Lateralbewegung und die eben beschriebenen geotropischen Bewegungen combiniren, wurde schon im ersten Theil an einem Modelle gezeigt, wo nach der Mediankrümmung die Lateralbewegung eingeleitet und dabei Sorge getragen wurde, daß, wie es die sekundären geotropischen Einflüsse mit Hilfe der Epinastie in der Natur bewirken, die Symmetrale des Organs in aufrechter Stellung gehalten wurde.

Man sieht also auch, günstige Versuchsobjekte vorausgesetzt, bei Blättern die Torsion unter den Augen sich in der beschriebenen Weise combiniren. Wie es aber Blüthen giebt, bei welchen sich diese Orientirungsbewegungen ziemlich gleichzeitig vollziehen, und deshalb im Einzelverlaufe nicht erkennbar sind, so zeigen auch viele, besonders kurzstielige Blätter, das gleiche Verhalten, indem sie mehr oder weniger an Ort und Stelle sich zu drehen scheinen. Wie bei Blüthen, kann man auch bei Blättern durch geeignete Behandlung der Versuchsobjekte (Entfernen der gegenüberliegenden Blätter und eines Theiles der Mutteraxe) es erzielen, daß die Lateralbewegung ausbleibt und die Orientirung ausschließlich durch Mediankrümmungen erfolgt, doch gelingt dies nicht immer mit gleichem Erfolge. Es lassen sich auch andererseits nicht wenig Fälle konstatiren, wo die Lateralbewegung aus innerem Unvermögen der Organe ausbleibt, wo also ebenfalls die Orientirung nur mittels Mediankrümmung erfolgt.

Wir haben bei den Versuchen mit Blüthen, speziell mit denen von Cytisus gesehen, daß ein Umkehren der torquirten Organe die Auflösung der Torsion zur Folge hat, und haben weiter gesehen, daß dies eintreten muß, wenn wir die hier vertretene Ansicht vom Torsionsmechanismus dieser Beobachtung zu Grunde legen. Die Blätter verhielten sich bei allen damit angestellten Versuchen genau eben so, und es war mir von Interesse, zu sehen, wie auch schon Frank diesen Punkt beobachtet hat. Die betreffende Bemerkung, welche ich hier statt eigener Worte reproduciren will, findet sich in der citirten Abhandlung Seite 61. Frank hatte horizontal wachsende Zweige von Laubhölzern, deren Blätter bereits um 90° torquirt waren, umgekehrt und beschreibt die beobachteten Vorgänge folgendermaßen: »An wagerecht umgewendeten Zweigen drehten

sich dann in der Regel die Stiele der zweizeilig an beiden Seiten stehenden Blätter so um ihre Axe, daß die Lamina wieder ihre Oberseite gen Himmel kehrte. Und zwar drehten sich die Stiele der rechten Blätter, welche Anfangs rechtsum gedreht waren, jetzt linksum und die linken rechtsum. Bisweilen, jedoch seltener, krümmten sich auch die Stiele, statt sich um ihre Axe zu drehen. Dann wurde ihre jetzt oben liegende Unterkante concav, und zwar so stark, bis die dadurch zunächst aufgerichtete Lamina wieder nahezu horizontal stand, nun die Oberseite nach oben kehrend.« (Unsere Mediankrümmung) . . . . »Bei aufrecht fixirten Zweigen drehten sich die Stiele solcher Blätter, deren Stengelstück unbeweglich war, so um ihre Axe, daß die Spreiten wieder horizontal wurden und die Oberseite nach oben kehrten, also die Stiele der rechten Blätter, die Anfangs rechts gedreht waren, nunmehr linksum, die der linken rechtsum, also wieder in die Anlagerichtung. An den in abwärts gerichteter Stellung fixirten drehten sich dagegen die Stiele der rechten Blätter noch weiter nach rechts, die der linken noch weiter links, bis abermals die Spreiten in horizontaler Stellung sich befanden. Es wurden also auch hier wiederum die natürlichen Stellungen jedesmal durch Drehungen auf dem kürzesten Wege erreicht.« — Daß die in abwärts gerichteter Stellung fixirten, an den horizontalen Zweigen schon um 90° torquirten Blätter nun bis zur vollen Resupination weiter drehen, versteht sich nach den Darlegungen auf Seite 317, 328 ebenso von selbst, wie das Rückdrehen aus den anderen Stellungen.

Wie wir gesehen, braucht man nicht, wie FRANK es that, »den wachsenden Zellhäuten eine Eigenschaft zu substituiren, welche denen aller, nur mit gemeinem Geotropismus und Heliotropismus ausgerüsteten Organe abgeht«[1]), sondern diese Erscheinungen entkleiden sich auch nach der hier vertretenen Ansicht auf sehr einfache und natürliche Weise ihres wunderbaren Anstriches. Es ist mir bei den sehr zahlreichen Experimenten mit Blättern keine Bewegung vorgekommen, welche die Heranziehung eines anderen Faktors als der genannten bedurft hätte, keine Torsion, welche nicht auf Geotropismus und Heliotropismus, Epinastie und Exotropie zurückzuführen gewesen wäre. Alle Orientirungstorsionen der Blätter erwiesen sich, von heliotropischen Störungen abgesehen, als völlig analog mit denen zygomorpher Blüthen, nämlich als Combinationen von Geotropismus, Epinastie und Exotropie. Zur Erreichung der normalen Lage gegen den Erdradius reichen geotropisch-epinastische Krümmungen vollständig aus, Torsionen entstehen nur insoweit, als der exotropische Charakter des Gebildes mit Hilfe von Lateralbewegungen zum Ausdruck gebracht wird. Daß Lateralbewegungen auch heliotropischer Natur sind, ist natürlich nicht ausgeschlossen, für das Entstehen der Torsion sind sie aber von keiner wesentlich anderen Bedeutung, als die exotropischen.

---

1) l. c. Seite 80.

Es wurde schon bei Betrachtung der Blüthenstellungsverhältnisse hervorgehoben, daß keineswegs alle Blüthen den Vortheil genießen, von vorn herein in der Normalstellung ausgebildet zu werden, sondern daß viele gezwungen sind, dieselbe durch eigene Bewegungen aufzusuchen. Wir haben gesehen, daß dies einmal Blüthen trifft, deren Scheitel zwar akroskop angelegt, deren Mutteraxe aber nicht vertikal aufrecht wächst, das andre Mal aber solche, die wohl an aufrechten Mutteraxen entstehen, deren Scheitel aber nicht akroskop ist. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei Blättern vor. Bei ihnen ist es sogar die große Mehrzahl, die nicht an vertikalen Trieben steht, sondern je nach dem Plagiotropismus der Mutteraxe anfangs mehr oder minder abnorme Lagen einnimmt. — An den Trauerformen unserer Zierbäume sieht man daher die Blätter ganz gewöhnlich Drehungen von ca. 180° ausführen. Da diese Trauerformen nachweislich alle von aufrecht wachsenden Formen abstammen, so ist es nicht weiter auffallend, daß die Blätter daran ursprünglich in verkehrter Lage stehen. Auffallend dagegen ist es, daß es auch unter wildwachsenden Pflanzen Sonderlinge giebt, welche die Blätter invers, mit der Dorsalseite nach unten ausbilden. Das bekannteste Beispiel dafür ist das einheimische Allium ursinum L., weniger bekannt, weil exotisch, sind z. B. die Alstroemerien und die Insektivore Darlingtonia californica Torr. Bei diesen Pflanzen wird die zunächst unten angelegte Dorsalseite, welche bei dem genannten Allium und den Alstroemerien das Pallisadenparenchym entwickelt, während auf der morphologischen Oberseite Schwammparenchym und Spaltöffnungen zur Ausbildung gelangen, obenhin gebracht. Für Allium hat Frank[1]) den Vorgang schon eingehender beschrieben und es geht aus seinen Angaben sehr deutlich hervor, wie die erste Orientirung gewöhnlich eine Mediankrümmung ist, der dann die exotropische Lateralkrümmung mit Begleitung der Torsion folgt. Bei den Alstroemerien findet sehr gewöhnlich eine Torsion des basalen Theils der Blätter statt, welche je nach der Größe der Lateralbewegung auch bis zu 180° erfolgt.

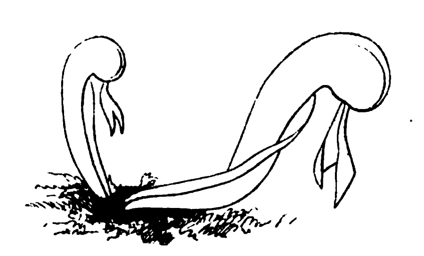


Fig. 8.
Zwei Blätter von Darlingtonia californica. Links ein junges Blatt vor, rechts ein älteres torquirt, nach der exotropischen Lateralbewegung; die übrigen Blätter weggelassen.

Im Gegensatze zu den eben betrachteten Blättern, bei welchen es sich darum handelte, das Pallisadenparenchym der Unterseite dem vollen Lichtgenuß auszusetzen, finden wir bei der Darlingtonia californica ganz eigenthümlich beschaffene dorsiventrale Blattgebilde vor. Wie bei den Sarra-

1) Frank, l. c. Seite 46.

cenien sind die Blätter in Gestalt offener langer Schläuche entwickelt und speziell als Insektenfallen eingerichtet. Wie bei Sarracenia ist die morphologische Oberseite des Blattes breit gekielt, die Unterseite rund, auch in der Längsrichtung schwach gewölbt. Während die Blätter der Sarracenia in dieser Anlagestellung verharren, ist bei Darlingtonia die Unterseite zur Dorsalseite designirt. Eine scharfe Mediankrümmung bringt dieselbe am oberen Ende des Gebildes nach oben; die Öffnung des Schlauches ist dadurch nach innen gewandt, der Axe zugekehrt. Es wäre nun offenbar für den Insektenfang höchst unvortheilhaft, wenn alle Schlaucheingänge einwärts zusammengedrängt wären, und wir sehen in der That die Blätter alle ausgesprochen exotropisch sich nach außen wenden, was auch hier mit einer deutlichen Torsion verbunden ist. (Siehe Fig. 8.) Darlingtonia bietet der handgreiflichen Verhältnisse wegen ein eklatantes Beispiel für das Entstehen der Torsionen, leider sind aber die Pflanzen noch zu kostbar, um Experimente damit zu gestatten.

Bezüglich der Torsionen, welche von FRANK und H. DE VRIES an horizontalen Zweigen mit dekussirten Blattpaaren beobachtet wurden, habe ich meinerseits noch keine Experimente angestellt. Da, wie ich zu zeigen mich bemühte, das Gewicht der Blätter für die Drehungen nicht verantwortlich gemacht werden kann, so werden es auch hier aktive Orientirungsbewegungen sein, welche die normale Lage des Organs herbeiführen. Welcher Natur dieselben sind, und ob sich bei diesen Internodien Dorsiventralität nachweisen läßt, welche vielleicht mit Hilfe der Rectipetalität zu Torsionen führt, können erst umfassende, ad hoc angestellte Versuche lehren.

Nach der eingehenden Beschreibung und Prüfung der Orientirungsvorgänge, wie sie sich bei Versuchen mit den verbreitetsten dorsiventralen Organen, den zygomorphen Blüthen und Laubblättern, der Beobachtung darboten, mögen hier noch einige allgemeinere Bemerkungen ihren Anschluß finden, die sich auf das Längenverhältniß der Seitenkanten torquirter Organe und auf die Natur der Lateralbewegung beziehen.

Was zunächst das Längenverhältniß der peripherischen Gewebsreihen betrifft, so ist zu beachten, daß bei einem nicht zu stark gekrümmten torquirten Organ sämmtliche Seitenkanten länger sein müssen, als die Axe. Durch eine relative Überverlängerung der äußeren Gewebsreihen gegenüber den centralen wird also auch umgekehrt, wenn den Zellen geringe seitliche Verschiebungen gestattet sind, Torsion entstehen. Diese richtige Überlegung hat dazu geführt, daß Drehungen von Pflanzenorganen um ihre Axe allgemein mit dieser Annahme a priori erklärt wurden. Es ist dies bei genauerer Betrachtung aber gar keine eigentliche Erklärung, sondern nur eine, nicht einmal ganz richtige Umschreibung des thatsächlichen Verhältnisses. Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, ist damit die Drehung der Organe in die nor-

male Lage auf kürzestem Wege überhaupt nicht zu erklären, es bleibt ganz unklar, warum von zwei gegenüber liegenden, analog gebauten Organen das eine rechtsum, das andere linksum drehen kann. Aber auch die Fundamentalforderung, daß bei gewissen abnormen Lagen des Organs die Richtkräfte, Licht und Gravitation, einmal auf beschattete, wie in verschiedenem Maße beleuchtete, das andere Mal sowohl auf oben, unten oder seitlich liegende Zellen in ganz der gleichen Weise Wachsthums-fördernd wirken sollen, ist eine völlig willkürliche, durch kein exaktes Experiment erwiesene, ja nicht einmal durch eine Analogie wahrscheinlich gemachte Annahme. Durch genaue Verfolgung der Vorgänge beim Torquiren sieht man aber geradezu, daß die Drehung in anderer Weise vor sich geht und zwar durch oft sehr ungleichzeitiges Zusammenwirken gut bekannter geotropischer und epinastischer Bewegungen mit einer Lateralbewegung, die wir in ihrem Charakter näher kennen zu lernen uns bemühten. Die nächstliegende Frage ist nun die, wie es kommt, daß zum Schluß der Orientirungsbewegung die peripherischen Kanten länger sind, als die Axe. Nehmen wir der Einfachheit halber ein direkt invers gestelltes dorsiventrales Organ zu dieser Betrachtung heraus, so wird durch die geotropische Mediankrümmung die Dorsalseite gegenüber der Axe gefördert. Danach möge in der rechten Flanke sich die Lateralbewegung durch Förderung dieser Kante geltend machen. Wie wir wiederholt gesehen, kippt dadurch dies Organ nach der linken Seite über und der Geotropismus wird nun die linke Kante gegenüber der Axe zu fördern suchen, aber nicht genau die linke, sondern die durch die fortschreitende Überkippung jedesmal unten liegende Kante der linken Flanke. Gegen das Ende der Orientirungsbewegung ist dies aber die Ventralseite. Auch sie wird daher noch geotropisch etwas gefördert, aber am wenigsten. Die Folge der ungleich starken Verlängerung der peripheren Gewebe ist die, daß die torquirte Strecke des Organs nicht um dessen gerade gestreckte Axe torquirt ist, sondern die Form einer Schraubenlinie annimmt. Das Organ macht den Eindruck, als sei es wie ein schlingender Stengel um eine Stütze gewunden worden, wobei die kurze Ventralseite dieser Stütze angelegt worden wäre. Auch auf dieses Verhalten, welches sich in verschieden deutlicher Weise geltend macht, wurde schon wiederholt bei Beschreibung der Torsionen hingewiesen und es ist dasselbe gerade bei den ziemlich dicken Orchideenfruchtknoten oft leicht zu beobachten. Es ist also in den meisten Fällen nicht richtig, zu sagen, daß sich alle Kanten gleichmäßig und gleichzeitig überverlängern.

Wenden wir uns nun zuletzt noch einmal einer kurzen allgemeineren Betrachtung der exotropischen Lateralbewegung und ihres Charakters zu.

Bei dem Wegwenden der median gekrümmten Aconitum-, Delphinium- und Scrophularia-Blüthen von der Mutteraxe könnte man versucht sein, negativen Hydrotropismus für diese Bewegung verantwortlich zu machen, denn er ist es ja, welcher in vielen Fällen die Richtung eines Organs zum

»Substrat« beeinflußt. Es ist allerdings, wie man sich sagen kann, von vorn herein nicht sehr wahrscheinlich, daß die von der Spindel verdunsteten Wasserdämpfe die exotropische Bewegung veranlassen sollen. Immerhin könnten aber die Blüthen hydrotropisch besonders empfindliche Objekte sein und es schien darum eine Prüfung dieses Punktes wünschenswerth. Dieselbe wurde in der Weise vorgenommen, daß Blüthenspindeln von Aconitum Napellus, Delphinium Ajacis und Scrophularia nodosa in der bekannten Weise abwärts gehalten wurden. Die Spindeln wurden streckenweise mit dünnem Staniol, andere mit geöltem Papier umschlossen, um den von ihnen sonst abgegebenen Wasserdampf abzuschließen. Dicht gegenüber den nach kurzer Zeit median gekrümmten Blüthen wurden dann breite Streifen doppelten dicken Filtrirpapieres aufgehängt, welche mit dem unteren Ende in Schalen mit Wasser tauchten und die außerdem, um sie auch oben genügend feucht zu erhalten, beständig von oben berieselt wurden. Unter diesen Umständen vollführten die Blüthen ihre exotropischen Bewegungen ganz in der gewohnten Weise, und wurden dadurch oft in direkte Berührung mit dem nassen Filtrirpapier gebracht. Damit ist aber der sichere Beweis geliefert, daß negativer Hydrotropismus nicht die Ursache der exotropischen Lateralbewegung sein kann.

Es geht vielmehr aus dem bisher Mitgetheilten hervor, daß wir es bei dieser Lateralbewegung augenscheinlich mit einer correlativen Wachsthumserscheinung zu thun haben. Wir haben gesehen, daß die Verlängerung einer Seitenkante früher oder später nach der Mediankrümmung eintritt und daß sie diejenige Kante im Wachsthum fördert, welche der Mutteraxe zugekehrt ist, so daß das Organ auf kürzestem Wege in die Außenstellung gelangt. Sind beide Seitenkanten in dieser Beziehung gleichwerthig, wie bei einem genau in der Medianebene gekrümmten, auch von seitlichen Lichteinflüssen nicht alterirten Organ, dann tritt die Lateralbewegung scheinbar willkürlich in einer der beiden Seiten auf oder unterbleibt auch ganz. Die Außenstellung ist als das Endziel der Bewegung zu betrachten, denn nach Erreichung derselben hört die Lateralbewegung auf und wird sogar, falls ein Überschwenken durch Nachwirkung stattgefunden hat, durch Rückkehr wieder aufgesucht. Im Laufe der Versuche haben wir auch Mittel kennen gelernt, die Lateralbewegung, welche manchen Orchideenblüthen, z. B. den Ophrysarten, von selbst fehlt, auch künstlich bei Blüthen- und Blattgebilden zu inhibiren, dadurch, daß ein Theil der Mutteraxe oder mit ihr benachbarte oder gegenüber sitzende Blüthen und Blätter entfernt wurden. Wir sahen, daß in diesem Falle die Orientirung in die Normallage gewöhnlich durch die Mediankrümmung allein besorgt wird, so daß also der Antrieb zur Lateralbewegung von jenen Theilen ausgehen muß. Wir haben danach die Lateralbewegung so aufzufassen, daß sie aus inneren Wachsthumsursachen, inneren Reizen und zwar vermittelst des correlativen Zusammenhangs der Organe eines

Sprosses inducirt wird. Leider ist man heutzutage noch nicht in der Lage, bestimmte physiologische Vorstellungen mit dem Begriffe »Correlation« zu verbinden. Was man bis jetzt darüber weiß, ist lediglich das überraschende und oft räthselhafte Vorhandensein gewisser Wechselbeziehungen zwischen der Entwickelung und Funktion verschiedener Theile eines Organismus. — Wie eine Aktinie unter normalen Umständen das Bestreben zeigt, alle ihre zahlreichen Arme in radialer Richtung von sich wegzustrecken, so scheint auch dem Pflanzenkörper (den ich physiologisch im Ganzen als einen individuellen Plasmakörper auffasse, wie es SACHS auch in morphologischer Hinsicht thut) eine Art inneren Empfindungsvermögens[1]) von der gegenseitigen Stellung seiner Organe innezuwohnen. — Jedenfalls ist die exotropische Endstellung der Blüthen von großer Bedeutung für ihre Befruchtung durch Insekten; dieselbe kann aber von äußeren Richtkräften (Licht, Gravitation) nicht erreicht werden[2]), sondern ist, wie es die angestellten Versuche sehr wahrscheinlich machen, von inneren Dispositionen abhängig.

Ich habe mir bezüglich der exotropischen Lateralbewegung dann noch die Frage vorgelegt, ob dieselbe direkt oder indirekt inducirt werde. Bei der Bezeichnung »indirekte« Induktion denke ich an die Erscheinung, daß an einer entgipfelten jungen Tanne ein (oder mehrere) eigentlich plagiotroper Seitenzweig sich aufrichtet und die Rolle der orthotropen Hauptaxe übernimmt. Die Aufrichtung des plagiotropen Zweiges ist unstreitig geotropischer Natur, denn sie geht nur soweit, bis derselbe in die Richtung des Erdradius eingestellt ist. Andrerseits ist der ganze Vorgang ein correlativer, durch die Abtragung der morphologischen Spitze erst eingeleiteter. Wir hätten danach anzunehmen, daß auf correlativem Wege den Seitenzweigen negativer Geotropismus inducirt wird, welcher seinerseits erst die Bewegungserscheinung hervorruft. In diesem Sinne habe ich das Wort »indirekt inducirt« gebraucht. Daß kein Heliotropismus bei der exotropischen Lateralbewegung im Spiel ist, wurde bereits im ersten Theil eingehend erörtert. Es handelte sich also nur noch um eine irgendwie von der Schwerkraft bewirkte Bewegung.

Trotz der Aussichtslosigkeit einer solchen Annahme trat ich der experimentellen Prüfung dieses Punktes mittels Klinostatversuche näher und fand recht merkwürdige Resultate, die ich jedoch zu einem befriedigenden Abschlusse noch nicht gebracht habe, obgleich mich weit über hundert eingehende Versuche in dieser Richtung durch zwei Sommer beständig beschäftigten. Ich kann hier nur so viel mittheilen, daß die Lateralbewegung bei der großen Mehrzahl der Versuchsobjekte, geringe Nachwirkungen ab-

---

1) Ich denke dabei nur an Reizempfänglichkeit, nicht etwa an ein dunkles Bewußtsein.

2) Siehe die betreffenden Bemerkungen in Theil I.



gerechnet, unterblieb oder sehr abgeschwächt wurde, während sonst ganz ebenso behandelte ruhig stehende Kontrollexemplare dieselbe in hohem Maße entwickelt zeigten. Nur in ganz vereinzelten Fällen sah ich dieselbe auch am Klinostat etwas weiter vor sich gehen; ob es sich bei diesen letzteren aber um verlängerte Nachwirkung handelt, oder ob dies das normale Verhalten ist, welches an den unbeweglichen Blüthen durch sonstige Störungen nicht zum Ausdruck kam, konnte ich bis jetzt trotz aller Vorsichtsmaßregeln und trotz der großen Zahl der Versuchsanstellungen noch nicht entscheiden. Ich theile dies vorläufige Ergebniß hier gleichwohl mit, erstens, um in dieser Hinsicht vielleicht glücklichere Experimentatoren zu solchen Versuchen anzuregen, zweitens wegen der auffallenden Analogie mit den oben erwähnten Klinostat-Versuchen von O. Schmidt, bei welchen die heliotropischen Torsionen merkwürdigerweise ausblieben. Auch Schmidt scheint in dieser Beziehung an umfassendem Material seine Erfahrungen gemacht zu haben, denn er sagt u. A.[1]: »Durch die vielen Versuche, welche ich bezüglich dieser Frage anstellte, war es mir im Laufe der Zeit zur Gewißheit geworden, daß ich auf dem Klinostaten niemals Drehungen wahrnehmen würde.«

Es wäre zu wünschen, daß bald mehr Licht in dieses jetzt noch etwas unverständliche Verhalten käme; es sind möglicherweise Dinge, welche für unsere physiologischen Vorstellungen von Bedeutung sind, welche sich da herausstellen, möglicherweise löst sich aber das Räthsel ungeahnt einfach.

Wenn wir am Schlusse dieser Ausführungen über das Verhalten dorsiventraler Organe bei Orientirungsbewegungen noch einmal einen kurzen Rückblick auf die wichtigsten Resultate werfen, so sei zunächst auf die Schlußbemerkungen des ersten Theiles noch einmal hingewiesen, wo die Erfahrungen aus der ersten Versuchsreihe zusammengestellt sind. Die im zweiten Theile beschriebenen Versuche bestätigen jene Erfahrungen an den schräg- und quer-zygomorphen Blüthen der Solanaceen und Fumariaceen, wie an den invers angelegten der Orchideen, Lobeliaceen und Balsaminaceen und den Blättern.

Die hier aufgestellte Torsionserklärung zieht außer den gewöhnlichen allbekannten Richtungsbewegungen in vielen Fällen noch eine neue, die exotropische Lateralbewegung in Betracht. Letztere veranlaßt die Außenstellung des Organs an seiner Mutteraxe, also seine Orientirung gegenüber der Stammpflanze. Äußere Richtkräfte sind dazu nicht direkt befähigt, der Einfluß auf diese Orientirung geht von der Mutterpflanze selbst aus.

Mit Beihilfe jener durch experimentelle Beläge gerechtfertigten Annahme einer Exotropie lassen sich alle beobachteten Orientirungsbewegungen auf einfache Weise erklären, ja sogar in ihren Details voraussagen.

[1]) l. c. Seite 29.

Man sieht nach der in Obigem vertretenen Theorie der Torsionen ein, daß die normale Lage auf kürzestem Wege erreicht werden muß, daß Lasten und einseitige Übergewichte, entgegen der Annahme von de Vries durch aktive Spannungen, wenn nöthig überwunden werden. Ebenso zeigt sich die Rückdrehung invers gewesener und dann wieder umgekehrter Blüthen in völliger Übereinstimmung als eine nothwendige Erscheinung in Bezug auf die hier versuchte Erklärungsweise der Drehungen. Die Fälle, wo keine Drehung bei der Orientirung vorkommt, sondern diese durch Mediankrümmung erreicht wird, stellen sich als die einfachsten dar, welche eigentlich allen anderen mit Drehung implicite zu Grunde liegen. — Bezüglich mancher speziellen Resultate sei auf die einzelnen, diese behandelnden Theile vorliegender Arbeit hingewiesen.

Berichtigung.

Auf Seite 328 muss es in Zeile 5 von unten statt »über rechts« heisen »links um«,
» » » muss es in Zeile 3 von unten statt »rechts« heissen »links«.

XIV.

Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung.

Von

Julius Sachs.

Mit 2 Holzschnittfiguren.

Bekanntlich wird der ganze, sehr ausgedehnte ultraviolette Theil des Sonnenspektrums in einer schwefelsauren Chininlösung durch Fluorescenz in Strahlen von geringerer (aber unter sich sehr verschiedener) Brechbarkeit verwandelt. Das so gebildete Fluorescenzlicht erscheint hellblau leuchtend, wogegen die ultravioletten Strahlen, aus denen es entstanden ist, von unseren Augen gewöhnlich nicht wahrgenommen werden.

Dem durch eine Schicht von Chininlösung hindurchgegangenen Licht fehlen also die ultravioletten Strahlen, während eine gleich dicke Schicht klaren Wassers dieselben durchläßt; das unbewaffnete Auge aber nimmt keinen Unterschied des durch die beiden Flüssigkeitsschichten scheinenden Lichtes wahr, beide erscheinen gleich hell und gleich farblos.

Man hat also bei richtiger Versuchsanstellung ein Mittel, Pflanzen gleicher Art in gleich hellem, farblosem Licht wachsen zu lassen, so daß die einen gleichzeitig die ultravioletten Strahlen erhalten, die andern aber nicht, und der Versuch muß zeigen, ob dabei in der Vegetation ein Unterschied hervortritt. Ist dies der Fall, so kann die Ursache nur in der Gegenwart oder in dem Fehlen der ultravioletten Strahlen in dem die Pflanzen treffenden Lichte gesucht werden.

Erwägungen, welche ich am Schluß dieser Mittheilung andeuten werde, veranlaßten mich im Sommer 1883 einen derartigen Versuch anzustellen.

Derselbe ergab ein überraschend auffallendes Resultat: die hinter einer Wasserschicht gewachsenen Pflanzen (Kapuzinerkresse, Tropaeolum majus) erzeugten normale Blüthen; die hinter einer gleichdicken Schicht von schwefelsaurer Chininlösung wuchsen zwar anscheinend ebenso normal und kräftig; allein die Blüthenknospen blieben winzig klein und verdarben nach wenigen Tagen.

Ich durfte also schließen, daß zur Blüthenbildung dieser Pflanze die unsichtbaren, ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes unentbehrlich sind.

Bei der außerordentlichen Wichtigkeit dieses Resultates schien es mir gerathen, den Versuch erst noch einige Male zu wiederholen, bevor ich es veröffentlichte. Da nun die im Jahre 1884, noch mehr aber die 1886 gemachten Erfahrungen das erste Ergebniß bestätigen, so glaube ich nicht länger zögern zu sollen.[1]) Ich bin mir dabei vollkommen bewußt, daß hiermit nur ein erster Schritt zur Erforschung der eben ausgesprochenen Beziehung zwischen ultravioletten Strahlen und Blüthenbildung gethan ist; es werden noch langjährige Versuche unter veränderten Bedingungen und mit anderen Pflanzenarten nöthig sein, um so mehr, als jeder Versuch Monate in Anspruch nimmt und nur im Frühling und Sommer bei geeignetem Licht angestellt werden kann. Ich behalte mir vor, in dieser Richtung weiter zu arbeiten.

Zunächst lasse ich nun eine ausführliche Beschreibung der von mir bisher angestellten Versuche folgen, um am Schluß auf die Gesichtspunkte hinzuweisen, welche bei der physiologischen Verwerthung und Deutung der Ergebnisse in Betracht kommen.

Versuch von 1883.

Ich verwendete dazu zwei gleiche Kulturkästen von starkem weißem Eisenblech mit geschwärzter Innenseite; sie sind 55 cm hoch, 35 cm breit und tief. Diese Kästen haben keinen Boden, stehen aber in einem Untersatz mit aufgeschlagenem Rand, der mit feuchtem Sand bedeckt ist; in letzteren sinken die unteren Ränder der vier Seitenwände des Kastens ein, so daß Licht von unten her nicht eindringen kann. — Die dem Zimmer zugekehrte Seite des am Fenster aufgestellten Kastens hat eine Thür, durch welche die Blumentöpfe eingestellt und andere Handgriffe im Inneren bequem vorgenommen werden können. Die nach außen gekehrte Wand des Kastens wird fast ganz durch eine gläserne Cuvette ersetzt; diese ist 45 cm hoch, 33 cm breit und kann zwischen den sehr dicken Glaswänden eine Wasserschicht von ca. 34 mm Dicke fassen. Die Cuvette ist oben frei, wo sie durch einen aufgeschliffenen Deckel verschlossen werden kann; an den drei anderen Seiten von einem übergreifenden Rahmen umgeben, der diejenigen Lichtstrahlen abhält, welche nicht durch die Flüssigkeit gegangen sind. — Durch diese Umrahmung wird aber die das Licht durchlassende Fläche auf 39 cm Höhe und 28 cm Breite vermindert. — Es ist sehr wichtig, daß die Umrahmung gut schließt und daß die in der Cuvette enthaltene Flüssigkeit nicht verdunstet; sonst würde sich das Niveau senken und es könnte dann durch den oberen Theil des von der Cuvette gebildeten

1) Eine sehr kurze vorläufige Notiz gab ich bereits in den Berichten der physik.-medicin. Gesellschaft in Würzburg, Juli 1886.

Fensters unverändertes Licht eindringen. Ich bedecke übrigens den oberen Rand der Cuvette sammt den umgrenzenden Partieen des Kastens mit Staniol oder schwarzem Wachstuch.

Die Basis der Cuvette liegt ca. 10 cm höher als der untere Rand des Kastens; da die eingestellten Pflanzentöpfe ungefähr 10 cm hoch sind, würde das bis zu dieser Höhe einfallende Licht den Blättern doch verloren gehen, sogar die Lage derselben heliotropisch stören und die Cuvetten selbst würden unnöthig groß und ihre Füllung erschwert werden.

Die unten folgende Figur, allerdings die später konstruirten Holzkästen darstellend, wird zum Verständniß des Wesentlichen der gegebenen Beschreibung beitragen.

Übrigens sind diese einfachen Apparate seit 17 Jahren in meinem Laboratorium im Gebrauch; bis dahin wurden die Cuvetten mit doppeltchromsaurem Kali und resp. Kupferoxydammoniak gefüllt, um zur Demonstration der Sauerstoffausscheidung, der heliotropischen Krümmungen u. s. w. in farbigem Licht zu dienen.

Vor der Füllung der Cuvetten müssen die Kästen am Fenster neben einander aufgestellt und erst dann die Einfüllung der Flüssigkeiten vorgenommen werden, da die bereits montirten Apparate sich nicht wohl transportiren lassen. Zweckmäßig ist es, die Fensterflügel ganz auszuheben und die Kästen so aufzustellen, daß die Cuvetten vor die Fensterfläche hinausragen, damit möglichst viel reflektirtes Himmelslicht einstrahlen kann.[1])

Die Apparate wurden diesmal an ein Ostfenster im 2. Stockwerk des Hauses gestellt, wo das Licht von allen Seiten her freien Zutritt hat. Von früh morgens 5 oder 6 Uhr bis gegen 10 Uhr konnten auch direkte Sonnenstrahlen einfallen, und es war zu fürchten, daß sich die Luft in den Kästen allzusehr erhitzen werde. Zur Vermeidung dieses Übelstandes wurden dicke Bretter auf die Deckplatten der Kästen so gelegt, daß sie ein nach außen vorspringendes Dach bildeten. Übrigens konnte die erwärmte Luft durch ein Loch in der Decke des Kastens entweichen. Trotzdem erhob sich, wie das eingesetzte Maximumthermometer zeigte, die Temperatur der Luft mehrfach bis auf 40° C., was den Pflanzen jedoch nicht schadete.

Die Füllung der Cuvetten soll nun mit Wasser und mit schwefelsaurer Chininlösung geschehen. Die eine wird sogleich ganz mit Wasser (nämlich klarem Brunnenwasser[2]) gefüllt, die andere nur so weit, daß oben noch 5—6 cm Raum bleibt, um die Chininlösung herzustellen, was zweckmäßig folgendermaßen geschieht. In einem Kochkolben werden etwa 20—30 gr schwefelsaures Chinin unter Zusatz von so viel Schwefelsäure, als zur Lösung nöthig ist, aufgelöst. Von der klaren und sehr konzentrirten Lösung gießt man eine Portion in die fragliche Cuvette und rührt um.

---

1) Vergl. Detlefsen, Arb. d. bot. Instit. Würzburg. Bd. III. Heft 1. p. 89.

2) Das benutzte enthält circa 0,6 pro Mille Salze, vorwiegend Kalk.

Ein halb mit starker Chininlösung gefülltes Reagenzrohr hält man nun in den Kasten hinein und beobachtet, ob noch blaue Fluorescenz darin eintritt; ist dies der Fall, so giebt man noch mehr Lösung in die Cuvette und probirt wieder, und so fort, bis hinter der chininhaltigen Cuvette im Kasten keine Spur von Fluorescenz mehr an der Chininprobe zu bemerken ist, worauf man die Cuvette mit Wasser ganz füllt und sorgfältig verschließt. Dies entspricht offenbar der Absicht des anzustellenden Versuchs; denn sobald die Chininlösung in dem Probegläschen hinter der Cuvette nicht mehr fluorescirt, sind alle ultravioletten Strahlen zerstört, d. h. schon in der Cuvette fluorescirt. Es bedarf keiner Erwähnung, daß hinter der Cuvette mit reinem Brunnenwasser die Chininprobe lebhafte Fluorescenz zeigt, daß hier also die ultravioletten Strahlen in den Kasten eindringen. — Blickt man von der Kastenthür aus einfach nach der mit Wasser und der mit Chininlösung gefüllten Cuvette, so erkennt man keinen Unterschied der Helligkeit oder Färbung.

Um die Eigenschaften des durch die Chinincuvette gegangenen Lichtes noch näher kennen zu lernen, machte ich noch Beobachtungen über sein sichtbares Spektrum, über seine Wirkung auf photographisches Papier und auf heliotropisch empfindliche Pflanzentheile.

Bringt man den Spalt eines einfachen Spektroskops das eine Mal hinter die mit Wasser, das andere Mal hinter die mit Chininlösung gefüllte Cuvette, so erblickt man das ganze gewöhnlich sichtbare Spektrum bis zur Linie *H*, ohne daß mein Auge einen Unterschied wahrnimmt; blau und violett erscheinen hinter Chinin nicht geschwächt oder verkürzt.

Zur Prüfung der photographischen Wirkung des durch die gefüllten Cuvetten gegangenen Lichtes benutzte ich zwei kleine Apparate, welche durch das Loch in der Deckplatte der (später konstruirten) Kästen geschoben wurden. Dieselben sind nach dem in Fig. 4 meiner »Experimentalphysiogie« (1865) benutzten Prinzip, jedoch bequemer konstruirt: ein kleines Stück des sehr empfindlichen photographischen Papiers wird zwischen zwei Platten gebracht, die sich erst innerhalb des Kastens öffnen und nach der Einwirkung des Lichtes wieder schließen. Das Papier wird dann sofort in die Fixirflüssigkeit gebracht und später ausgelaugt. Man kann so zahlreiche Proben sammeln und vergleichen. — Das Resultat war, daß nach 10—15 Minuten das photographische Papier hinter der Wassercuvette tiefbraun wurde, das Maximum der Wirkung zeigte, während gleichzeitig das hinter Chininlösung belichtete Papier nur einen bräunlichen Schatten zeigte oder doch nur, je nach der Dauer, hellbraun wurde. — Das durch Chininlösung gegangene Licht, obgleich es die blauen und violetten Strahlen dem Auge ungeschwächt zeigt, wirkt also nur schwach auf photographisches Papier.

Die heliotropische Wirkung kann leicht konstatirt werden, wenn man sehr junge Keimpflanzen der Kresse (Lepidium sativum), Kapuzinerkresse

(Tropaeolum) u. a. in Töpfen in die Kästen stellt. Es zeigt sich, daß sie sowohl hinter Wasser, wie hinter Chinin starke heliotropische Krümmungen machen, und zwar, soweit man ohne messende Untersuchung feststellen kann, in gleichem Grade; auch zeigen dies die heliotropischen Krümmungen der für unseren Zweck bestimmten Versuchspflanzen.

Diese Bemerkungen gelten natürlich auch für die folgenden Versuchsreihen, wogegen ich jetzt zu dem Versuch von 1883 zurückkehre.

Zwei gleich große (10 cm hohe und weite) mit Gartenerde gefüllte Blumentöpfe enthielten je zwei Samen von Tropaeolum majus, die (im finsteren Raum) soeben zu keimen, d. h. die Erddecke zu heben anfingen. Einer wurde nun in jeden Kasten gestellt. Der Versuch begann am 15. Juni und endete am 17. August, dauerte also 62 Tage, während der besten Vegetationszeit des Jahres.

Ich will hier noch die Bemerkung einschieben, warum ich gerade das Tropaeolum majus zu diesem ersten Versuch, sowie auch zu den späteren wählte. Zunächst ist das eine von den Pflanzen, die ich seit 30 Jahren jährlich immer wieder zu den verschiedensten Vegetationsstudien benutzt habe, die ich daher in ihrem Verhalten nach den verschiedensten Richtungen hin genau kenne. Besonders aber kam in Betracht, da es sich um Blüthenbildung handelte, daß Tropaeolum schon frühzeitig nach der Keimung Blüthenknospen erzeugt und dann während der ganzen Vegetationsdauer immer neue Einzelblüthen in den Blattachseln hervorbringt. Ferner hat die Pflanze einen biegsamen Stengel, der besser als ein straff aufrechter in dem engen Raum eines Kastens sich zurecht findet. Das Wichtigste aber ist, daß Tropaeolum majus eine entschiedene Schattenpflanze ist und nur dann gut gedeiht, wenn sie nicht das volle Tageslicht erhält. In den Versuchskästen kann nur ein Theil des letzteren den Pflanzen nützlich werden, und nicht jede beliebige Pflanze verträgt, zumal wenn sie blühen soll, eine derartige Einschränkung ihres Lichtbedürfnisses; auch rechtfertigte das Ergebniß meine Wahl.

Der Verlauf der Vegetation wurde täglich beobachtet; ich gebe aber nur das Resultat am 17. August, wie ich es damals aufgeschrieben habe.

A. Die beiden Pflanzen (1 u. 2) hinter Wasser.

1. Pflanze: Sproßaxe: 120 cm lang;
Blätter: die untersten 7 gelb,
22 jüngere frisch grün,
bis 70 mm Durchmesser;
Blüthen: 3 ganz normale, aufgeblüht,
2 große und mehrere kleine Knospen.

2. Pflanze: Sproßaxe: 125 cm lang;
Blätter: die 8 untersten gelb, trocken,

die 23 jüngeren grün, einige davon haben 82 mm Durchmesser;

Blüthen: 5 große, prachtvolle, offen,
4 zum Aufblühen bereite und mehrere kleine Knospen.

B. Die beiden Pflanzen (1 u. 2) hinter Chininlösung.

1. Pflanze: Sproßaxe: 120 cm lang;
Blätter: die 10 unteren gelb, trocken,
13 jüngere grün, bis 70 mm Durchmesser;
Blüthen: keine Spur davon, außer einigen kaum $^1/_2$ mm großen verdorbenen Knospen.

2. Pflanze: Sproßaxe: 205 cm lang;
Blätter: die 10 unteren gelb, trocken,
12 frische, grüne, bis 74 mm Durchmesser;
Blüthen: keine, auch keine kenntlichen Knospen.

Also hinter Wasser 14 Blüthen und Blüthenknospen; hinter Chinin keine Blüthe und keine lebensfähige Knospe.

Die Chininlösung war in den letzten Tagen ein wenig fahl-bräunlich geworden, weshalb ich den Versuch beendigte.

Versuche von 1884.

Der ganz überraschende Erfolg veranlaßte mich, die Versuche weiter auszudehnen. Ich ließ dazu noch vier neue aber größere Kästen von Holz bauen. Die umseitige Figur giebt den Vertikalschnitt eines solchen und wird nach der obigen Beschreibung der älteren eisernen Kästen leicht verständlich sein; es ist nur zu bemerken, daß der Querschnitt (Grundriß) ungefähr quadratisch ist, daß die Kästen einen Boden haben, auf welchem ein mit feuchtem Sand bedeckter Zinkuntersatz mit Rand steht. Das Deckstück fällt nach hinten schief ab, um den schief auffallenden Sonnenstrahlen auszuweichen. — Die Cuvetten (von sehr dickem Glase) sind circa 56 cm hoch, 44 cm breit, die lichte Weite, also die Dicke der Flüssigkeitsschicht, ist in der Mitte ca. 38 bis 44 mm, verjüngt sich aber nach beiden Seiten hin. Der Hohlraum faßt 8 bis 9 Liter.

Die Thür an der Rückwand wird täglich einmal geöffnet und während der Nacht halb offen gelassen. Übrigens findet langsame Kohlensäurebildung aus der Erde der Töpfe statt, da diese stark humos ist. — Bei *l* ist ein 3 cm weites rundes Loch, welches entweder mit Baumwolle oder mit Kork geschlossen werden kann. Es dient zur Lüftung und gelegentlich zur Einführung der oben beschriebenen kleinen Apparate mit photographischem Papier.

Die leuchtende Fläche, die gewissermaßen das Fenster des Kastens darstellt, ist wegen der Einrahmung der Cuvette an den Rändern 50 cm hoch und 42 cm breit.

Aus diesen 4 Kästen wurden 2 Paare zusammengestellt, die in den Öffnungen zweier Fenster des dritten Stockwerks des Hauses aufgestellt wurden, das eine Paar in einem Ostfenster, das andere in einem Südfenster. Die beiden Eisenkästen gaben ein drittes Paar, welches im Ostfenster des zweiten Stockwerkes wie im Vorjahr aufgestellt wurde.

Die beschattende Überdeckung der Kästen mit Brettern unterließ ich diesmal, in der Meinung, durch freien Lichtzutritt die Vegetation zu kräftigen; direktes Sonnenlicht konnte die Cuvetten an den Ostfenstern in den Morgenstunden bis nach 10 Uhr treffen, am Südfenster von 9 bis 2 Uhr. Die ab und zu, jedoch nur kurze Zeit, 40° C. selbst übersteigende Erwärmung der Luft in den Kästen blieb, so weit ich urtheilen konnte, ohne üble Folgen für die Pflanzen.

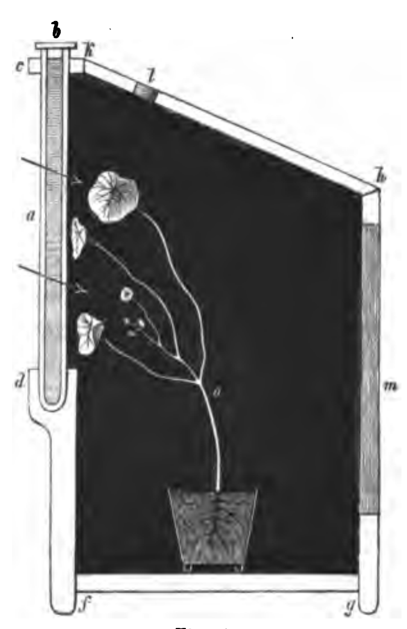


Fig. 1.
Vertikalschnitt eines Kulturkastens aus Holz. — *a* Cuvette; *b* Glasdeckel; *c-k* Rahmen für die Cuvette; *d* Basis der Cuvette; *f-g* Füße des Kastens; *h-k* schiefe Decke; *l* Loch; *o* Pflanze; Pfeile bedeuten Lichtstrahlen; *m* Thür an der Hinterwand.

Dagegen beging ich einen anderen Fehler, der dem Verlauf des Versuchs späterhin eine unerwünschte Wendung gab.

Die Chininlösung wurde in der beschriebenen Art hergestellt; dann aber setzte ich noch 3 pro Mille (Volumen) konzentrirte Schwefelsäure zu; dasselbe geschah auch bei den Wassercuvetten. Ich hoffte dadurch die Bildung von Algen in den Flüssigkeiten zu verhindern, was auch geschah; dagegen erschienen später Pilze, offenbar submerse Penicillium- und Mucormycelien, welche, zumal in den Chininlösungen, üppig wucherten und wohl dazu beitrugen, das Chinin später zu zersetzen; doch dürfte auch die allzustarke Beleuchtung, und diese vielleicht noch mehr, zur Veränderung der Lösung beigetragen haben. Diese wurde nämlich in der zweiten Hälfte der Versuchszeit rauchbraun. Sah man durch die Cuvetten gegen den leuchtenden Himmel, so erschien dieser feurigbraun. Wir werden sogleich sehen, wie dies auf die Vegetation hinter den Chininlösungen wirkte; dagegen verlief der Versuch bis zu der Zeit, wo die Bräunung lebhaft wurde, gerade so, wie 1883.

Der Versuch begann schon am 18. April; in jeden Kasten wurden zwei Töpfe mit je zwei soeben im Finstern auskeimenden Tropaeolumsamen gestellt. — Bei abwechselnd trübkaltem und sonnigem Wetter wuchsen die Pflanzen bis zu 14. Mai soweit, daß jede 6—8 kräftige Blätter besaß; ein Unterschied zwischen denen hinter Wasser und denen hinter Chinin war nicht zu erkennen.

Bis zum 15. Juni gab es nur wenig heitere und warme Tage, meist war das Wetter kalt und trüb. — Die Chininlösungen blieben bis zu dieser Zeit klar und farblos, nur einige Mycelien begannen aufzutreten. Der Versuch verlief bis hierher normal, wie folgende am 15. Juni gemachte Notizen beweisen.

I. Ostfenster im 2. Stockwerk (Eisenkästen).

A. Pflanzen hinter Wasser; haben zusammen:

34 frische, grüne Blätter, keines verdorben;

nur eine Pflanze hat eine Blüthe, diese aber groß, schön gefärbt.

B. Pflanzen hinter Chinin; zusammen:

25 frische, grüne Blätter, 5 gelbe, trockene;

keine Blüthe, einige sehr kleine, gänzlich verdorbene Knospen.

II. Ostfenster im 3. Stockwerk (Holzkästen).

A. Pflanzen hinter Wasser; zusammen:

59 frische, grüne, 4 gelbe, trockene Blätter;

2 sehr schöne, offene Blüthen, viele gesunde kleine und größere Knospen.

B. Pflanzen hinter Chinin; zusammen:

48 frische, grüne, 14 verdorbene Blätter;

keine Blüthe; die winzig kleinen Blüthenknospen gänzlich verdorben.

III. Südfenster im 3. Stockwerk (Holzkästen).

A. Pflanzen hinter Wasser; zusammen:

59 Blätter frisch, 10 gelb, trocken;

4 schöne Blüthen, je 2 an einer Pflanze.

B. Pflanzen hinter Chinin; zusammen:

36 grüne, 23 gelbe, trockne Blätter;

eine kleine, schwächliche Blüthe, alle Knospen verdorben.

Es hatten sich also bis zum 15. Juni hinter Wasser 7 normale, große, schöne Blüthen gebildet, hinter Chininlösung nur eine abnorm schwächliche.

Bis hierher entspricht somit das erzielte Resultat fast genau dem im Vorjahr erzielten; nur fällt auf, daß hinter Chinin die eine, wenn auch abnorme Blüthe entstand; dies geschah jedoch am Südfenster, wo die Zersetzung und Bräunung der Lösung bereits weiter fortgeschritten war, als bei den anderen.

In den nächsten 14 Tagen bis zum 30. Juni trat die erwähnte Wendung im Verlauf der Vegetation hinter den Chininlösungen ein, die ich bis auf Weiteres, da ich eine andere Ursache nicht finde, dem Verderben der Chininlösungen zuschreibe.

Wie auffallend die Veränderung an den Pflanzen war, nachdem die Chininlösungen sich gebräunt hatten, zeigt folgender Befund am 30. Juni.

I. Ostfenster im 2. Stock:
hinter Wasser: 5 Blüthen offen,
» Chinin: 3 Blüthen offen, einige frische Knospen.

II. Ostfenster im 3. Stock:
hinter Wasser: 11 Blüthen offen, 3 beginnen sich zu öffnen,
» Chinin: beginnen 5 Blüthen aufzublühen, gesunde junge Knospen.

III. Südfenster im 3. Stock:
hinter Wasser: 9 Blüthen offen,
» Chinin: 2 Blüthen offen.

Seit 15. bis 30. Juni haben sich also im Ganzen gebildet:
hinter Wasser: 18 Blüthen,
» Chinin: 9 Blüthen.

Allerdings ist auch dieser Unterschied noch recht beträchtlich.

Es mag nun weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, warum hinter den gebräunten Chininlösungen eine, wenn auch sehr verminderte Blüthenbildung erfolgt; dagegen kann aber auch behauptet werden:

So lange bei dem Versuch von 1884 die Chininlösungen unverändert waren, hat hinter ihnen keine Blüthenbildung stattgefunden.

Versuche von 1886.

Diese Versuche wurden mit denselben Kulturkästen wie 1884 angestellt. Dagegen wurde den Chininlösungen nur soviel Schwefelsäure zugesetzt, als zur Auflösung des schwefelsauren Chinins nöthig war.

Mehr als dies fällt in's Gewicht, daß die Apparate diesmal sämmtlich an die Nordfenster (im 1. Stockwerk) des Hauses gestellt wurden, wo direktes Sonnenlicht (auch gegen Abend) sie nicht treffen konnte.

Je ein Paar gleichartiger Kästen stand in einer Fensteröffnung dicht neben einander.

Die Chininlösungen blieben in den ersten 10 Wochen vollkommen wasserklar; als sie später anfingen sich zu bräunen, wurden diejenigen in den Holzkästen entleert und durch neue Lösung ersetzt, während die in dem Eisenkasten nicht erneuert wurde und an Bräunung ein wenig, doch kaum merklich zunahm.

Am 26. April wurden in jeden Kasten 3 Töpfe (10 cm hoch und weit) mit je drei keimenden Samen (in humoser Gartenerde) gestellt; die Keime begannen soeben die Erddecke zu heben.

Das Wachsthum war Anfangs sehr langsam, später kräftig. Ende Mai war kaum ein deutlicher Unterschied zwischen den Pflanzen hinter Wasser und denen hinter Chinin wahrzunehmen, wenn man je ein zusammengehöriges Paar von Kästen verglich. — Dann kam im Juni wochenlang kühles Wetter (bis 8° C. zu Mittag sinkende Temperatur) mit meist trübem Licht, wobei die Pflanzen wenig assimilirten und ein wenig etiolirten; die schön grünen Blätter erreichten aber doch 17—18 □cm Fläche. Ich muß dabei jedoch bemerken, daß gleich alte, in gleich großen Töpfen, an einem gleichen Nordfenster ohne Bedeckung erwachsene Pflanzen nur ebenso große Blätter hatten.

Am 28. Juni (also 8 Wochen nach der beginnenden Keimung) wurde Folgendes aufgezeichnet:

Erstes Paar Kästen (I.):
hinter Wasser: kleine, gesunde Blüthenknospen,
» Chinin: auch nicht die kleinste Blüthenknospe bemerkbar.

Zweites Paar Kästen (II.):
hinter Wasser: eine schöne Blüthe offen, eine zum Öffnen bereit,
» Chinin: keine Blüthenknospe erkennbar.

Drittes Paar (eiserne) Kästen (III.):
hinter Wasser: 4 Blüthen offen,
» Chinin: keine Blüthe; aber einige winzig kleine, kaum 0,5 mm lange Knospen, obgleich hier die Blätter etwas kräftiger als hinter Wasser.

Am 5. Juli (I., II., III. wie vorhin):
I. hinter Wasser: eine Blüthe offen,
» Chinin: keine Blüthe, winzig kleine Knospen verdorben.
II. hinter Wasser: 3 Blüthen offen,
» Chinin: keine Knospe sichtbar.
III. hinter Wasser: 3 welke und 2 frische Blüthen, diese sehr schön,
» Chinin: eine Blüthe! doch auffallend klein; eine weitere Blüthe hat sich nicht gebildet.

Am 11. Juli:

I. hinter Wasser: 2 Blüthen offen, große Knospen,
» Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.

II. hinter Wasser: 5 welke und 10 frische Blüthen,
» Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.

III. hinter Wasser: 3 welke und 2 frische Blüthen,
» Chinin: die Blüthe vom 5. Juli welk.

Am 13. Juli: die ein wenig fahl gewordenen Chininlösungen in I. und II. durch neue ersetzt.

Am 15. Juli:

I. hinter Wasser: 5 Blüthen offen, viele große 3—6 mm lange Knospen,
» Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.

II. hinter Wasser: 9 gewelkte, 8 frische Blüthen, große Knospen,
» Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.

III. hinter Wasser: 4 gewelkte, 1 offene Blüthe, 3 Blüthen soeben sich öffnend; große Knospen,
» Chinin: einige 2—3 mm lange Knospen, die oben verdorben, gelb.

Am 16. Juli wurden in I. und II. einige frische Blüthen mit den Antheren von im Garten erwachsenen Pflanzen bestäubt, um zu sehen, ob Fruchtansatz eintreten werde; dies geschah auch an den Blüthen, die Früchte wurden ganz normal in Größe und Form, doch nicht reif, da der Versuch vorher unterbrochen wurde.

Am 20. Juli (seit 16. Juli warmes, sonniges Wetter):

I. hinter Wasser: 2 welke und 7 frische Blüthen,
» Chinin: sehr kleine Blüthenknospen an den Gipfeln.

II. hinter Wasser: 14 alte, verwelkte, 5 frische Blüthen,
» Chinin: keine Blüthe, an einem der Gipfel 5 sehr kleine Knospen.

III. hinter Wasser: 7 welke, 5 frische Blüthen, große Knospen,
» Chinin: an den Gipfeln einige sehr kleine grüne Knospen.

Am 28. Juli:

I. hinter Wasser: 10 verwelkte, 5 frische Blüthen; eine Frucht von normaler Größe und Form,
» Chinin: einige 2—3 mm lange Knospen.

II. hinter Wasser: 21 verwelkte, 2 frische Blüthen,
» Chinin: keine Blüthe und keine Knospe.

III. hinter Wasser: 9 verwelkte und 7 frische Blüthen, eine unreife normale Frucht.
» Chinin: an den Gipfeln einige kleine, frische Knospen; ältere sehr kleine Knospen vergilbt.

Am 29. Juli wurde der Versuch beendigt; die Pflanzen über der Erde abgeschnitten und Folgendes notirt:

Auch die zuletzt hinter Wasser entstandenen Blüthen sind ganz normal geformt und gefärbt, gerade so groß und schön, wie bei Pflanzen, welche in gleich großen Töpfen frei am Nordfenster standen.

Die Pflanzen hatten vor einigen Wochen in den Kästen Gestelle erhalten, um nicht unter der eigenen Last umzusinken; sie füllten den Raum der Kästen sozusagen aus, waren vielfach durcheinander geschlungen und nach dem Herausnehmen schwierig zu entwirren.

Pflanzen hinter Wasser.

In I. hatte eine nicht gekeimt, 2 Pflanzen sind kümmerlich entwickelt und haben nicht geblüht; demnach haben von den 9 Samenkörnern nur 6 blühende Pflanzen erzeugt und diese zusammen 16 Blüthen gebracht.

In II. haben alle 9 Pflanzen geblüht und zusammen 23 Blüthen gebracht.

In III. haben von den 9 Pflanzen 4 gar keine Blüthen, wohl aber Knospen; die 5 anderen Pflanzen haben zusammen 17 Blüthen erzeugt.

Im Ganzen sind also an 20 Pflanzen 56 Blüthen entstanden, wogegen an **26 Pflanzen hinter Chininlösung** (eine von den 27 war verkümmert) nur eine verkümmerte Blüthe entstanden war.

Die längsten Sproßaxen waren:
hinter Wasser: 2,2—2,5—2,8 m lang,
hinter Chinin: 2,2 m.

Die Zahl sämmtlicher Blätter, nach der Ernte gezählt:
hinter Wasser: 511 (bei den blühenden Pflanzen),
hinter Chinin: 450.

Das Frischgewicht:
hinter Wasser: der 20 geblühten Pflanzen = 263 gr (pro Pflanze = 13 gr),
hinter Chinin: der 26 Pflanzen = 231 gr (pro Pflanze = 9 gr).

Die Trockengewichte wurden nicht bestimmt.

Von sämmtlichen Blättern in allen 6 Kästen waren bei der Ernte nur noch ungefähr die halbe Zahl und zwar die jüngeren frisch grün; die älteren waren der Altersreihe nach ausgesogen, gelb, wie es bei Versuchspflanzen mit mangelhafter Beleuchtung und in kleinen Töpfen immer zu geschehen pflegt.

Die mittlere Größe der frischen Blattflächen betrug:
hinter Wasser: 12,56 □cm,
hinter Chinin: 12,65 □cm.



Betrachtung der Ergebnisse der bisher gemachten Versuche.

Sowohl hinter Wasser wie hinter Chininlösung brachten die Pflanzen keine vegetativen Achselsprosse (Laubsprosse) hervor; nur die schwach gewachsenen hatten aus den Achseln der Cotyledonen schwache Laubtriebe gebildet. Offenbar spricht sich darin nur die Schwäche der Vegetation überhaupt aus, wie sie durch den beengten Raum in den Kästen, durch die geringe Lichtmenge hinter den Cuvetten und durch die Beengung der Wurzeln in den kleinen Blumentöpfen veranlaßt wurde.

Das zu geringe durch die Cuvetten fallende Lichtquantum darf auch als die alleinige Ursache davon gelten, daß alle Versuchspflanzen ein wenig isolirt waren, d. h. ihre Sproßaxen und Blattstiele waren länger als bei freiem Wuchs unter sonst gleichen Umständen. Die Blattflächen dagegen waren eben so groß wie im letzteren Fall, auch ebenso kräftig grün; nur waren sie, wie immer unter ähnlichen Umständen, zarter, als an freier Luft.

Diese Folgen des partiellen Lichtmangels in den Kästen machen sich, wie die mitgetheilten Zahlen lehren, etwas stärker hinter klarer, nicht gebräunter Chininlösung, als hinter Wasser geltend; die Stengel sind mehr verlängert, auch wohl etwas dünner, das Gewicht der Pflanzen etwas kleiner; allein die Größe der Blattfläche ist kaum geringer, als hinter Wasser. Überhaupt sind die Verschiedenheiten so gering, daß sie erst bei der Messung und Wägung auffallen; das Aussehen der Pflanzen in den Kästen läßt kaum erhebliche Differenzen erkennen. — Auch wäre es unrichtig, diese kleine Differenz zu Ungunsten der Pflanzen hinter Chinin für die Ursache des Unterbleibens der Blüthenbildung zu halten; denn Pflanzen derselben Art, welche viel ungünstiger situirt sind, deren Ernährung viel mangelhafter ist, blühen doch reichlich.

Die Zurückdrängung der Blüthenbildung hinter Chinin kann daher nur einer ganz spezifischen Wirkung des seiner ultravioletten Strahlen beraubten Lichtes zugeschrieben werden, oder richtiger gesagt, die Blüthenbildung ohne Vermittlung des Chinins ist eine Folge der Einwirkung der ultravioletten Strahlen.

Nun mußte ich freilich zwei Fälle verzeichnen, wo auch hinter klarer Chininlösung eine einzelne Blüthe entstand; allein die wahre Ursache dafür ist noch nicht aufgefunden; ebenso unerklärlich ist einstweilen, warum 1884, nachdem die Chininlösungen sich gebräunt hatten, eine ziemlich lebhafte Blüthenbildung hinter ihnen eintrat.

Wenn man jedoch im Verlaufe dreier Sommer die Versuche verfolgt hat, so machen dieselben den Eindruck, daß bei normalem Verlauf derselben durch die Intervention des Chinins, durch die Wegnahme der ultravioletten Strahlen, die Blüthenbildung verhindert wird.

Selbstredend wird es nun darauf ankommen, dieses Resultat weiter

zu prüfen, auch andere zu dem Versuch geeignete Pflanzen zu beobachten. Ich muß dabei aber auf Grund meiner alten und vielfältigen Erfahrungen sogleich auf eine Quelle von Irrthümern hinweisen, denen diejenigen ausgesetzt wären, die nun sofort irgend eine beliebige Pflanze hinter Chinin setzen und den Erfolg betreffs der Blüthenbildung beobachten wollten. Wollte man Knollen, Zwiebeln und Rhizome dazu benutzen, so würde man in vielen Fällen voraussichtlich hinter Chinin eben so schöne Blüthen bekommen, wie hinter Wasser und im gewöhnlichen Tageslicht; denn in diesen Fällen, wie bei Tulpen, Hyacinthen, Crocus, Iris u. s. w., sind die Blüthen schon längst angelegt und kommen, wie ich bereits 1863 bewiesen habe[1]), auch in tiefer Finsterniß zur vollen Kraft und Entfaltung. Aber sie brauchen nicht einmal als Knospen angelegt zu sein; es genügt, daß blüthenbildende Stoffe in den Reservestoffbehältern enthalten sind, um die Blüthenbildung auch im Finstern, also auch ohne ultraviolette Strahlen, zu ermöglichen. Es muß also, wenn derartige Versuche irgendwie mitreden sollen, vorher konstatirt werden, ob die Versuchspflanzen in dem Zustand, wie man sie verwenden will, nicht auch in tiefer Finsterniß noch Blüthen bilden, was ja, wie ich (l. c.) gezeigt habe, häufig genug geschieht.

Es handelt sich bei den Chininversuchen nicht blos darum, ob schon vorhandene Blüthenknospen, wenn auch noch so klein, ohne ultraviolette Strahlen sich entfalten können, sondern darum, ob erste Anlage und Entfaltung derselben stattfindet. Meine Beobachtungen zeigen nun, daß häufig schon die erste, mit unbewaffnetem Auge sichtbare Anlage von Blüthenknospen unterbleibt, daß diese jedoch häufig stattfindet, daß dann aber die noch sehr jungen Knospen absterben.

Nach den in meinen Aufsätzen über »Stoff und Form« dargelegten Grundsätzen[2]) komme ich nun zu dem Schluß, daß die ultravioletten Strahlen in den grünen Blättern (neben der durch die gelben und benachbarten bewirkten Assimilation) noch eine andere Wirkung ausüben, die in der Erzeugung blüthenbildender Stoffe besteht; diese wandern aus den Blättern in die Vegetationspunkte, wo sie die Umbildung derselben in Blüthen bewirken.

Bei den Missverständnissen, denen meine erwähnten Aufsätze in Folge der festsitzenden veralteten Vorurtheile ausgesetzt gewesen sind, wird es gut sein, hier ausdrücklich zu bemerken, daß ich unter dem Ausdruck »blüthenbildende Stoffe« nicht etwa die ganze Stoffmasse (Eiweißstoffe, Kohlehydrate, Fette, Farbstoffe u. s. w.) verstehe, aus denen eine fertige Blüthe oder selbst eine junge Knospe besteht. Vielmehr nehme ich an, daß äußerst geringe Quantitäten einer oder verschiedener

---

1) Beilage zur botan. Zeitung 1863.

2) Arbeiten des bot. Instit. Bd. II. p. 452 und 689.

Substanzen (chemischer Verbindungen) in den Blättern entstehen, die es bewirken, daß die den Vegetationspunkten ohnehin zuströmenden allbekannten Baustoffe die Form von Blüthen annehmen. Diese blüthenbildenden Stoffe können, ähnlich wie Fermente, auf größere Massen plastischer Substanzen einwirken, während ihre eigene Quantität verschwindend klein ist.

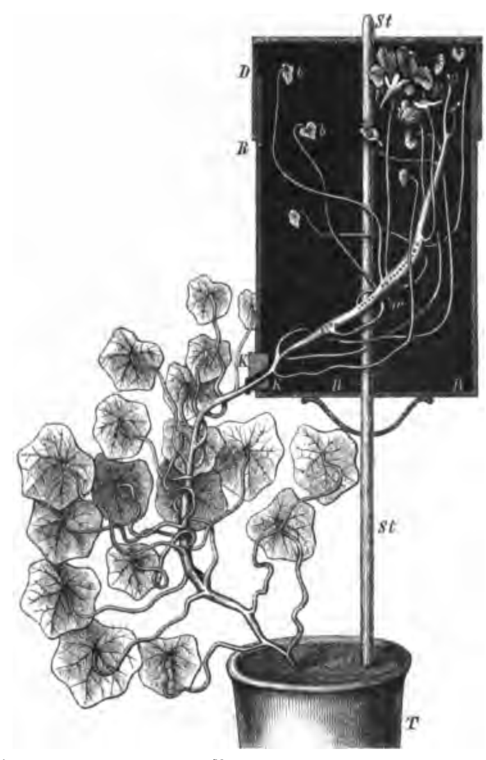


Fig. 2.
Tropaeolum majus; die Pflanze war vorher an einem gut beleuchteten Fenster so weit herangewachsen, daß 18 Laubblätter ausgebildet waren; nachdem alle Achselsprossen, auch die Blüthenknospen entfernt waren, wurde der 2—3 cm lange Sproßgipfel durch den halbirten Kork *K* in den Raum des aus dickem Pappdeckel bestehenden Recipienten *R* eingeführt, der durch die Stange *St* getragen wird; *D* ist ein ebenfalls aus Pappdeckel bestehendes Deckstück, welches abgehoben werden kann, um den Zustand des etiolirten Sprosses im Recipienten zu besichtigen. Ungefähr 1/8 der natürl. Größe.

Zugegeben nun, daß diese meine Hypothese, die ich bereits 1863 (l. c.) im Sinn hatte[1]), richtig ist, so entsteht noch die Frage, warum ich annehme, daß die spezifisch blüthenbildenden Stoffe nicht an Ort und Stelle, wo sie gebraucht werden, also in den Vegetationspunkten der Blüthen selbst, sondern in den grünen Blättern und zwar unter dem Einfluß des Lichts (resp. der ultravioletten Strahlen) entstehen.

Die Antwort auf diese Frage ist bereits in dem citirten Aufsatz von 1863 enthalten und findet ihre weitere Bestätigung in einem späteren von 1865 (Botan. Zeitung No. 15 ff.), dessen wesentlich hierher gehörige Stellen ich ebenfalls in dem II. Bd. der »Arbeiten« p. 460 reproducirt habe. Doch wird es bei der Wichtigkeit der Sache nicht überflüssig sein, mich nochmals, unter Zuhilfenahme der vorstehenden Figur näher zu erklären. Dieselbe ist dem soeben citirten Aufsatz »Über die Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter« entnommen (in verkleinertem Maßstab). Ich benutze dieselbe um so lieber, als es sich

1) Vergl. Beilage zur botan. Zeitung 1863 p. 23, sowie auch Arb. d. bot. Instit. Bd. II. p. 459.

dabei ebenfalls um unsere Versuchspflanze, Tropaeolum majus, handelt. Einen ganz ähnlichen Versuch mit Cucurbita habe ich auch in meinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« 1882 p. 428 abgebildet. Führt man den Gipfel einer belaubten Pflanze nach Wegnahme aller Achselknospen in einen finsteren Raum ein, so wächst er dort kräftig fort, indem die Internodien und Blätter etioliren. Ist die außerhalb des finsteren Raumes befindliche Blattfläche zu gering, oder ist bei reicher Belaubung die Licht-Intensität nicht ausreichend, so erfolgt zwar noch immer ein reichliches Wachsthum vegetativer Organe im Finstern, aber die Blüthenbildung unterbleibt oder sie ist abnorm kümmerlich; ja, man hat es in der Hand, durch Wechsel der Beleuchtung oder durch Wegschneiden der im Licht befindlichen Laubblätter, die Blüthenbildung innerhalb des Recipienten im angegebenen Sinne zu beeinflussen. — Je reichlicher die Belaubung am Licht, je intensiver dieses selbst ist, desto reiclicher ist die Neuanlage und desto normaler und schöner die Entfaltung der Blüthen am Gipfel innerhalb des finsteren Raumes, wobei zwischen den assimilirenden Blättern und dem blüthenbildenden Gipfel eine Wegstrecke (Sproßlänge) von 1 bis 3 Meter liegen kann.

Diese von mir seit 25 Jahren immer wieder von Neuem constatirte, selbst zum Zweck der Demonstration in meinen Vorlesungen benutzte Thatsache läßt, wie ich meine, keinen Zweifel darüber, daß die blüthenbildende Substanz in den grünen Blättern unter dem Einfluß des Lichts entsteht. Was aber die hier beschriebenen Chininversuche betrifft, so zeigen sie, daß es betreffs der Blüthenbildung nicht allein auf die der Assimilation dienenden gelben und benachbarten Strahlen, sondern vor Allem auf die der Assimilation gleichgiltigen ultravioletten Strahlen ankommt.

Wir kennen also jetzt drei in ihrer physiologischen Wirkung wesentlich verschiedene Regionen des Sonnenspektrums: *die gelben und benachbarten Strahlen bewirken die Kohlensäurezersetzung (resp. Stärkebildung); die blauen und sichtbaren violetten wirken als Bewegungsreize, die ultravioletten erzeugen in den grünen Blättern die blüthenbildenden Stoffe.*

Es liegt nun aber der Einwand sehr nahe, daß bei den nicht chlorophyllhaltigen Phanerogamen, den Parasiten und Humusbewohnern, doch auch Blüthen entstehen, während die hier geltend gemachten Erwägungen auf sie offenbar keine Anwendung finden. Ich möchte dagegen nur bemerken, daß ja dasselbe Resultat in der organischen Welt sehr oft auf verschiedenen Wegen erreicht wird; selbst die so überaus wichtige Chlorophyllbildung, welche bei den Angiospermen und Equiseten vom Lichte vermittelt wird, findet bei den Keimblättern der Coniferen und bei den Farnblättern in tiefer Finsterniß statt. Bei den chlorophyllfreien Pflanzen mögen also blüthenbildende Stoffe ohne direkte Einwirkung des Lichts entstehen; das

schließt aber nicht aus, daß ihre Entstehung bei normalen grünen Pflanzen vom Licht und speziell von den ultravioletten Strahlen abhängt.

In all diesen Erwägungen ist noch viel Problematisches und Hypothetisches; ich wollte sie aber trotzdem nicht verschweigen, weil erst durch sie die mitgetheilten Thatsachen ein allgemeines Interesse erlangen, und vor Allem deshalb, weil ich eben durch derartige Überlegungen, die mich seit vielen Jahren beschäftigen, dazu gelangt bin, die Chininversuche anzustellen; es war keineswegs ein Zufall, der mich dazu veranlaßt hätte.

Sind aber meine Versuchsresultate und Erwägungen richtig, so liegt in ihnen ein neues Argument für meine Ansichten über Organbildung im Pflanzenreiche, wie ich sie in den Aufsätzen über »Stoff und Form« im 2. Bd. der »Arbeiten« dargelegt habe, und zugleich, wie ich kurz hinzufügen möchte, gegen NÄGELI's Idioplasma.

Würzburg, 1. November 1886.

XV.

Beiträge zur Kenntniſs der Chlorophyllfunktion.

Von

Dr. Atsusuke Nagamatsz

aus Tokio.[1])

Der Zweck meiner hier zu beschreibenden Versuche war, eine Reihe von Fragen experimentell zu entscheiden, die sich auf die Stärkebildung im Chlorophyll unter bestimmten, bisher noch nicht untersuchten Umständen beziehen.

Ich ging dabei von der durch Sachs längst klar gelegten Thatsache aus, daß die Sauerstoffabscheidung bei der Kohlensäurezersetzung in grünen Blättern am Licht das äußere Zeichen dafür ist, daß im Chlorophyll Stärke oder Zucker gebildet wird und daß ebenso die Stärkebildung in einem vorher stärkefreien Blatt den Beweis liefert, daß in diesem Kohlensäure zersetzt und dabei Stärke gebildet worden ist. Dieser Vorgang wird nach Sachs als Assimilation bezeichnet.

Zum Nachweis der stattgehabten Stärkebildung durch Assimilation habe ich stets die von Sachs angewendete »Jodprobe« benutzt; es ist unnöthig, dieselbe hier zu beschreiben, da Sachs sein Verfahren (Arb. des bot. Instituts in Würzburg Bd. III Heft I) genau mitgetheilt hat.

Da, wie Sachs gefunden, bei einer sehr großen Zahl von Pflanzen unter günstigen Vegetationsbedingungen die am Tage in den Blättern erzeugte Stärke während der folgenden Nacht vollständig aufgelöst wird und in die Stammtheile, Knospen u. s. w. auswandert, so sind die Blätter früh Morgens bei Sonnenaufgang oft ganz frei von Stärke und können in diesem Zustand den von mir gemachten Versuchen über Stärkebildung unterworfen werden.

Die atmosphärische Kohlensäure ist, in einem begrenzten kleinen Raume, wie ihn die Versuche erfordern, in so geringer Menge vorhanden, daß daraus nur äußerst wenig Stärke gebildet werden könnte, was eine sichere Beurtheilung des Resultats sehr erschweren würde. Es mußte also für reichliche Kohlensäurezufuhr gesorgt werden.

---

1) Als Dissertation gedruckt Würzburg 1886.

Bei den drei einzelnen Versuchsreihen wird die Art der Manipulation genauer angegeben, und möchte ich hier die Bemerkung vorausschicken, daß ich jeden einzeln beschriebenen Versuch wenigstens zweimal wiederholt habe.

Auch ist es nicht überflüssig, zu erwähnen, daß die hier beschriebenen Versuche sämmtlich an den günstigen Tagen des April, Mai, Juni im Jahre 1886 auf dem Dache des neuen Hörsaales, welcher ganz freie Beleuchtung vom Himmel gestattet, gemacht wurden, nachdem ich ähnliche Versuche in großer Zahl schon 1885 im botanischen Garten selbst angestellt und mir dabei die nöthige Übung erworben hatte.

I. Können Blätter von Landpflanzen unter Wasser assimiliren?

In der pflanzenphysiologischen Litteratur kehrt immer der Gedanke, zuweilen sogar durch Bilder illustrirt (wie in VAN TIEGHEM's Lehrbuch) wieder, daß die Blätter von Landpflanzen unter Wasser Kohlensäure zersetzen und Sauerstoff abscheiden, was erstens nicht zu sehen ist und zweitens an neugebildeter Stärke im Chlorophyll der Blätter zu entscheiden sein müßte. Die von Prof. SACHS hervorgehobene Unwahrscheinlichkeit dieses Vorganges veranlaßte mich zu folgenden Versuchen.

Es lag nahe, je zwei Blätter vergleichend zu beobachten, von denen eines unter Wasser, das andere in Luft, aber beide gleichzeitig und in sonst gleichartiger Weise, einer zur Stärkebildung günstigen Beleuchtung ausgesetzt wurden. Um die Wirkung zu erhöhen, wurde das Wasser, in dem sich das eine Blatt befand, mit Kohlensäure versehen, dem andern in Luft befindlichen Blatt wurde ebenfalls Kohlensäure zugeleitet; in beiden Fällen wurden die höchst einfachen Methoden und Apparate angewendet, welche seit 16 Jahren im Würzburger Laboratorium gebräuchlich und schon vor mir von verschiedenen Schülern dieser Anstalt benutzt worden sind. Daß eine gewisse Höhe des Kohlensäuregehalts des Wassers sowohl wie der Luft nicht überschritten werden darf, geht aus früheren, hier gemachten und ausführlich publizirten Versuchen hervor und ist allgemein bekannt.

Dagegegen muß ich hier auf einen Punkt besonders aufmerksam machen, weil er den Erfolg des Versuchs betreffs der Stärkebildung in Blättern betrifft, die unter kohlensaures Wasser getaucht sind. Es ist bekannt und in den Büchern von SACHS wiederholt hervorgehoben, daß viele Blätter, besonders dann, wenn sie dicht behaart oder mit Wachsausscheidungen bekleidet sind, bei dem Untertauchen in Wasser von einer Luftschicht umgeben bleiben, die sich ohne Verletzung kaum entfernen läßt; viele Blätter dieser Art sind unter Wasser gewissermaßen von einem Sack umgeben, der einen prachtvollen Silberglanz ausstrahlt und eben aus adhärirender Luft besteht. Es ist nun leicht ersichtlich, daß ein solches



Blatt in kohlensaurem Wasser von einer kohlensäurereichen Atmosphäre umgeben ist, denn die im Wasser absorbirte Kohlensäure muß in den Luftsack hinein diffundiren.

Die betreffenden Blätter befinden sich also bei kräftiger Beleuchtung unter sehr günstigen Assimilationsbedingungen, und man darf, wie mir Prof Sachs voraussagte, erwarten, daß sie nach genügender Insolation eine beträchtliche Stärkebildung im Chlorophyll zeigen werden. Zahlreiche andere Blätter jedoch benetzen sich bei dem Untertauchen im Wasser sofort, oder es genügt, die anhängenden Luftbläschen mit einer Federfahne abzustreichen, damit volle Benetzung eintritt. Offenbar befinden sich solche Blätter bei der Exposition unter ganz anderen Assimilationsbedingungen, als die erstgenannten. Möglicherweise und sehr wahrscheinlich schließen sich bei ihnen die Spaltöffnungen bei der Benetzung mit Wasser, und dann kann die Kohlensäure, welche im Wasser diffundirt ist, nicht unmittelbar durch die Spaltöffnungen in das Mesophyll gelangen; oder die Spaltöffnungen bleiben trotz der Benetzung offen; in diesem Falle kann dann die Kohlensäure, welche im Wasser absorbirt ist, nur in äußerst geringen Mengen in die bekanntlich sehr engen Poren eindringen, und durch diese in das Mesophyll eintreten. In diesen beiden Fällen aber wird die Stärkebildung im Chlorophyll sehr gering sein und auch die Bildung aufsteigender Sauerstoffblasen muß ganz oder fast ganz aufhören.

Nach den angegebenen Gesichtspunkten werden die Resultate der hier folgenden Versuche leicht erklärlich sein.

Zu den Versuchen benutzte ich die Blätter von Rumex orientalis, Caltha palustris, Dipsacus laciniatus, Atropa Belladonna, Sambucus nigra, Menyanthes trifoliata, Beta trigyna, Mirabilis longiflora.

Sämmtliche Blätter wurden früh Morgens in stärkefreiem Zustand geerntet und in dunklem Raum bis zur Versuchszeit aufbewahrt. Die Versuche wurden gewöhnlich Nachmittags angestellt.

Ein Glascylinder von 4600 Cc Inhalt wurde mit Brunnenwasser gefüllt, das zu untersuchende Blatt durch Anhängung eines Gewichts untergetaucht, die Kohlensäure kontinuirlich in das Wasser hineingeleitet, so daß in einer Minute circa 70 Gasblasen (20 Cc) sich entwickelten. Das Gas wurde in bekannter Weise aus Calciumcarbonat in Salzsäure bereitet. Die Temperatur des Wassers höchstens auf 25° C. gehalten.

In einem zweiten Cylinder, welcher circa 3400 Cc Luft enthielt, befand sich ein Blatt, welches als Kontrolblatt benutzt wurde. Der Cylinder wurde oben zugeschlossen; der Luft etwa 6% Kohlensäure zugesetzt. Die Temperatur der kohlensauren Luft erhob sich bis auf 28° C. Um die weitere Erwärmung der Luft zu vermeiden, wurde der Cylinder in ein mit Wasser gefülltes Gefäß eingetaucht, dessen Wasser von Zeit zu Zeit regenerirt werden konnte.

Vermittelst eines Thermometers wurde die Temperatur in beiden Cylindern abgelesen.

Die Dauer dieser Versuche war zwei bis drei Stunden.

Sofort nach Beendigung eines Versuches wurden diese Blätter mit der Jodprobe geprüft, gleichzeitig auch ein Blatt von der Pflanze im Garten abgenommen und untersucht.

Es stellt sich nun in sämmtlichen Versuchen heraus, daß das in Wasser untergetauchte Blatt keine Stärke bildete, wenn es vollständig benetzt war, obschon eine beträchtliche Menge von Kohlensäure absorbirt war. Bei dem Blatt, welches in kohlensaurer Luft sich befand, war dagegen stets eine reichliche Menge von Stärke nachweisbar.

Dagegen zeigte sich, daß diejenigen Blätter, deren Flächen in's Wasser untergetaucht, mit silberglänzender Luftschicht überzogen waren, viel Stärke bildeten.

Versuche.

A. Das untergetauchte Blatt in jedem einzelnen Versuch vollständig benetzt, die anhängenden Luftbläschen mit einer Federfahne abgestrichen.

Versuch I. Rumex orientalis.

Am 18. April. Zwei Blätter wurden früh Morgens abgeschnitten und zur Untersuchung benutzt. Um 1 Uhr Nachmittags hat der Versuch begonnen und bis 4 Uhr gedauert. Während des Versuchs wolkenloser Himmel, die Temperatur der Luft 18° C. Die Temperatur des Wassers und der kohlensauren Luft 18° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch II. Rumex orientalis.

Am 19. April. Versuchsdauer $1^1/_2$ bis $4^1/_2$ Uhr. Der Himmel mit weißen Wolken bedeckt, die Lufttemperatur 20° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 20° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch III. Rumex orientalis.

Am 20. April. Die Versuchszeit war 1 bis 4 Uhr. Anfang des Versuchs Sonnenschein, am Schluß weiße Wolken, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 19° resp. 24° C.



Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch IV. Caltha palustris.

Am 20. April. Die Versuchszeit war von 1 bis 4 Uhr. Wolkenloser Himmel, die Temperatur der Luft 18° C. Die Temperatur des Wassers und der kohlensauren Luft 18° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genomene Blatt: Viel Stärke.

Versuch V. Caltha palustris.

Am 19. April. Versuchsdauer $1^1/_2$ bis $4^1/_2$ Uhr. Der Himmel mit weißen Wolken bedeckt, die Lufttemperatur 20° C. Die Temperatur des Wassers und der kohlensauren Luft 20° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch VI. Caltha palustris.

Am 20. April. Versuchsdauer 1 bis 4 Uhr. Anfang des Versuchs Sonnenschein, am Schluß weiße Wolken, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur des Wassers und der kohlensauren Luft 19° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch VII. Dipsacus laciniatus.

Am 22. April. Der Versuch hat von $1^1/_2$ bis $4^1/_2$ Uhr gedauert. Der Himmel bewölkt, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur des Wassers war 19°—23° C. und die der kohlensauren Luft 19°—25° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch VIII. Dipsacus laciniatus.

Am 23. April. Die Versuchszeit dauerte von $1^1/_2$ bis $4^1/_4$ Uhr. Sonnen-

schein, die Temperatur der Luft 17° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 17° resp. 25° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch IX. Dipsacus laciniatus.

Am 24. April. Versuchsdauer 1½ bis 4 Uhr. Schöner Tag, die Lufttemperatur 21° C. Die Temperatur des Wassers 20°—25° C., die der kohlensauren Luft 21°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch X. Beta trigyna.

Am 24. April. Versuchsdauer 1½ bis 4 Uhr. Schönes Wetter, die Temperatur der Luft 21° C. Die Temperatur des Wassers 20°—25° C., die der kohlensauren Luft 21°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch XI. Beta trigyna.

Am 25. April. Versuchszeit von 9 Uhr Vormittags bis 12 Uhr Mittags. Schönes Wetter, die Temperatur der Luft 18°—19° C. Die Temperatur des Wassers 19°—24° C., die der kohlensauren Luft 18°—27° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch XII. Beta trigyna.

Am 26. April. Der Versuch wurde um 9 Uhr Vormittags angefangen und 11½ Uhr beendet. Die Temperatur des Wassers 19°—24° C., die der kohlensauren Luft 18°—26° C.

Die Sonne schien ununterbrochen, die Temperatur der Luft 14° bis 18° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.



2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XIII. Atropa Belladonna.

Am 26. April. Versuchsdauer 9 Uhr Vormittags bis 11½ Uhr. Wolkenloser Himmel, die Temperatur der Luft 14°—18° C. Die Temperatur des Wassers 19°—24° C., die der kohlensauren Luft 18°—26° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Reichlich Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XIV. Atropa Belladonna.

Am 28. April. Anfang des Versuchs um 1½ Uhr, Ende um 4½ Uhr. Das Wetter war schön, die Lufttemperatur 23° C. Das kohlensaure Wasser hatte die Temperatur von 21°—25° C., während die der kohlensauren Luft 23°—28° C. war.

Bei der Jodprobe:
1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Reichlich Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch XV. Atropa Belladonna.

Am 29. April. Versuchsdauer 9½ Uhr Vormittags bis 12 Uhr Mittags. Der Himmel bewölkt, am Schluß des Versuchs Gewitter, die Temperatur der Luft 20° C. Die Temperatur des Wassers 19°—27° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Reichlich Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XVI. Sambucus nigra.

Am 5. Mai. Ein Zweig wurde zum Versuch benutzt. Anfang des Versuchs um 2 Uhr, Ende um 4½ Uhr. Das Wetter war klar, die Temperatur der Luft 14° C. Die Temperatur des Wassers 19°—22° C., die der kohlensauren Luft 14°—24° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch XVII. Sambucus nigra.

Am 6. Mai. Versuchsdauer 1½ bis 4 Uhr. Wolkenloser Himmel, die

Temperatur der Luft 16° C. Die Temperatur des Wassers 18°—21° C., die der kohlensauren Luft 16°—24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Reichlich Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch XVIII. Sambucus nigra.

Am 8. Mai. Versuchsdauer $1^1/_2$ bis 4 Uhr. Heiterer Himmel, die Temperatur der Luft 20° C. Die Temperatur des Wassers 19°—25° C., die der kohlensauren Luft 19°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Reichlich Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

Versuch XIX. Menyanthes trifoliata.

Am 18. Mai. Versuchsdauer $2^1/_2$ bis 5 Uhr. Es war schönes Wetter, die Temperatur der Luft 24° C. Die Temperatur des Wassers 23°—25° C., die der kohlensauren Luft 24°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Ziemlich viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XX. Menyanthes trifoliata.

Am 19. Mai. Anfang des Versuchs um $1^1/_2$ Uhr, Ende um 4 Uhr. Heiteres Wetter, die Temperatur der Luft 29° C. Die Temperatur des Wassers 21°—25° C. und die der kohlensauren Luft 21°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XXI. Menyanthes trifoliata.

Am 20. Mai. Versuchsdauer $12^1/_2$ bis 3 Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 28,5° C. Die Temperatur des Wassers 21°—28° C.

Bei der Jodprobe.

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.



Versuch XXII. Mirabilis longiflora.

Am 20. Mai. Versuchsdauer $12^1/_2$ bis 8 Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 29,5° C. Die Temperatur des Wassers 21°—25° C., die der kohlensauren Luft 21°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XXIII. Mirabilis longiflora.

Am 21. Mai. Versuchsdauer $12^1/_2$ bis 3 Uhr. Heiterer Himmel, die Temperatur der Luft 30° C. Die Temperatur des Wassers 23°—25° C., die der kohlensauren Luft 23°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Reichlich Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XXIV. Mirabilis longiflora.

Am 22. Mai. Versuchsdauer 11 Uhr Vormittags bis $1^1/_2$ Uhr Nachmittags. Heiteres Wetter, die Temperatur der Luft 32° C. Die Temperatur des Wassers 22°—25° C., die der kohlensauren Luft 23°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Keine Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

B. Einige Versuche, in welchen das untergetauchte Blatt von einer Luftschicht umgeben war.

Versuch I. Trifolium pratense.

Am 19. April. Die Versuchszeit war $1^1/_2$ bis $4^1/_2$ Uhr. Der Himmel mit weißen Wolken bedeckt, die Temperatur der Luft 20° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 20° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Wenig Stärke.

Versuch II. Trifolium pratense.

Am 20. April. Versuchsdauer 1 Uhr bis 4 Uhr. Anfang des Versuchs Sonnenschein, am Schluß weiße Wolken, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 19° C. resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch III. Aquilegia glauca.

Am 20. April. Versuchsdauer 1 Uhr bis 4 Uhr. Anfang des Versuchs Sonnenschein, am Schluß weiße Wolken, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 19° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch IV. Aquilegia glauca.

Am 21. April. Versuchsdauer 1½ bis 4½ Uhr. Weiße Wolken, die Temperatur der Luft 18° C. Die Temperatur des Wassers und der kohlensauren Luft 19° resp. 24° C.

Bei der Jodprobe.

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch V. Aquilegia glauca.

Am 24. April. Versuchsdauer 1½ bis 4 Uhr. Schöner Tag, die Lufttemperatur 21° C. Die Temperatur des Wassers 20°—25° C., die der kohlensauren Luft 21°—28° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch VI. Sanguisorba officinalis.

Am 22. April. Der Versuch hat von 1½ bis 4½ Uhr gedauert. Der Himmel bewölkt, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur des Wassers 19°—23° C., und die der kohlensauren Luft 19°—26° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch VII. Sanguisorba officinalis.

Am 23. April. Versuchsdauer 1½ Uhr bis 4½ Uhr. Sonnenschein,

die Temperatur der Luft 17° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 17° resp. 25° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das untergetauchte Blatt: Viel Stärke.
2. Das in kohlensaurer Luft befindliche Blatt: Viel Stärke.
3. Das von der Pflanze genommene Blatt: Viel Stärke.

II. Hat das durch ein assimilirendes Blatt hindurchgegangene Licht noch die Kraft, in einem zweiten Blatte Assimilation zu bewirken?

Sachs hat in seinen »Vorlesungen« wiederholt die Thatsache betont, daß die chlorophyllführenden Zellenschichten in Blättern (auch wenn diese selbst sehr dick sind, ebenso in dicken Sproßaxen wie Cereus, Opuntia u. a.) und anderen assimilirenden Organen jederzeit sehr dünn sind, 0,1 bis 0,2 mm dick; woraus er den Schluß zog, daß so dünne chlorophyllhaltige Gewebeschichten hinreichend dick sind, um die Assimilationskraft des auffallenden Sonnenlichtes vollständig zu erschöpfen. An diese Thatsache schließt sich die weitere Erfahrung, daß das durch eine Chlorophylllösung hindurchgegangene Licht (Sachs, Lehrbuch 3. Auflage p. 668) nur in sehr geringem Grade die Fähigkeit besitzt, die Blätter der Wasserpflanzen zur Sauerstoffabscheidung zu veranlassen.

Es ist also auf Grund dieser Erfahrungen anzunehmen, daß das durch lebende assimilirende Blätter hindurchgegangene Sonnenlicht, wenn es auf ein anderes lebendes Blatt, zumal derselben Pflanzenart trifft, nicht mehr im Stande sein wird, Assimilation und Stärkebildung in diesem hervorzurufen, oder mit anderen Worten, daß Blätter, welche von anderen lebenden Blättern beschattet werden, nicht oder nur sehr spärlich Stärke bilden.

Die Versuche zur Entscheidung dieser Frage wurden nun in folgender Weise eingerichtet: von dem zu untersuchenden Blatt wurde früh Morgens die eine Längshälfte mit sorgfältigster Schonung der Mittelnerven abgeschnitten und sofort der Jodprobe unterworfen, um die Abwesenheit von Stärke zu konstatiren. Die andere noch mit der Mittelrippe versehene, am Blattstiel sitzende Blatthälfte war das Objekt des Versuchs. An der Sproßaxe der Pflanze wurde nun ein anderes Blatt aufgesucht, welches über dem Versuchsblatt (resp. der Blatthälfte) stand, und dieses wurde mit letzterem so zusammen gekoppelt, daß es einige Centimeter hoch über ihm schwebte, und daß das Versuchsblatt vollkommen durch jenes beschattet wurde, wobei nur wenig Licht von den Seiten her auf die untersuchte Blatthälfte treffen konnte.

Das Gesammtresultat war nun, daß, wenn der Versuch früh Morgens mit stärkefreien Blättern begann, und mehrere Stunden andauerte, das

obere direkt beleuchtete Blatt reichlich Stärke bildete, während das untere (halbe) Blatt keine Stärke erzeugte.

Da die mikrometrische Messung ergab, daß keines der Blätter im Mesophyll dicker als 0,2 mm war, von welcher Ziffer nun noch die Dicke der beiden Epidermen abzurechnen ist, so ergiebt sich, daß eine chlorophyllhaltige Gewebeschicht des Mesophylls von weniger als 0,2 mm Dicke im Stande ist, die Assimilationskraft der Sonnenstrahlen vollständig zu erschöpfen.

Versuch I. Rumex orientalis.

Am 23. April. Früh Morgens um $6^1/_2$ Uhr sogleich nach einem Regen wurde eine Blatthälfte beschattet. Nach 8 Uhr wurde das Wetter schön, die Temperatur der Luft 10°—17° C. Um 5 Uhr wurden die beschattete Blatthälfte und das überstehende Blatt abgenommen und untersucht.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch II. Rumex orientalis.

Am 24. April. Die Beschattung des Blattes früh um $6^1/_2$ Uhr eingerichtet. Schönes Wetter, früh 4°, später 21° C. Um 5 Uhr wurden die Blätter abgeschnitten.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch III. Althaea rosea.

Am 28. April. Beschattungsdauer $6^1/_4$ Uhr bis 5 Uhr. Schönes Wetter, die Temperatur der Luft früh 9°, später 23° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch IV. Althaea rosea.

Am 10. Mai. Die Beschattung des Blattes früh um 6 Uhr eingerichtet. Gutes Wetter, die Temperatur der Luft früh 8°, später 21°. Um 5 Uhr wurden die Blätter abgenommen.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch V. Rheum Raponticum.

Am 12. Mai. Die Beschattung früh um 6 Uhr eingerichtet. Regen, nach 3 Uhr Sonnenschein, die Lufttemperatur früh 12°, später 16° C. Um 5 Uhr wurden die Blätter abgenommen.



Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Wenig Stärke.

Versuch VI. Rheum Raponticum.

Am 18. Mai. Beschattungsdauer $6^1/_4$ bis $5^1/_2$ Uhr. Wolkenloser Himmel, die Temperatur der Luft 10°—24° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch VII. Humulus Lupulus.

Am 19. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Heiterer Himmel, die Temperatur der Luft 10°—29° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch VIII. Humulus Lupulus.

Am 20. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Heißer Tag, die Temperatur der Luft früh 10°, später 29,5° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch IX. Polygonum cuspidatum.

Am 17. Mai. Früh um $6^1/_4$ Uhr wurde das Blatt beschattet. Sonnenschein, die Temperatur der Luft früh 10°, später 24° C. Um 5 Uhr wurden die Blätter abgenommen.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch X. Polygonum cuspidatum.

Am 20. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Heiterer Himmel, die Temperatur der Luft 10°—29,5° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch XI. Bryonia alba.

Am 20. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Heiterer Himmel, die Temperatur der Luft 10°—29,5° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch XII. Bryonia alba.

Am 21. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis $4^1/_2$ Uhr. Wolkenloser Himmel, die Temperatur der Luft 15°—30° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XIII. Bryonia alba.

Am 22. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 15°—32° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch XIV. Menispermum canadense.

Am 21. Mai. Beschattungsdauer 1 Uhr bis $4^1/_2$ Uhr. Wolkenloser Himmel, die Temperatur der Luft 15°—30° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XV. Menispermum canadense.

Am 22. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 15°—32° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XVI. Menispermum canadense.

Am 29. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 4 Uhr. Weiße Wolken, zuweilen Sonnenschein, die Temperatur der Luft 12°—23° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Ziemlich viel Stärke.

Versuch XVII. Vitis Labrusca.

Am 22. Mai. Früh um 6 Uhr wurde das Blatt beschattet. Ununterbrochener Sonnenschein, die Lufttemperatur früh 15°, später 32° C. Um 5 Uhr wurden die Blätter abgeschnitten.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XVIII. Vitis Labrusca.

Am 26. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Sonnenschein, zuweilen weiße Wolken, die Temperatur der Luft 10°—23° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Reichlich Stärke.

Versuch XIX. Vitis Labrusca.

Am 27. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 4 Uhr. Meistentheils Sonnenschein, die Lufttemperatur 12°—23° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Reichlich Stärke.

Versuch XX. Sambucus nigra.

Am 28. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 4½ Uhr. Vormittags bewölkter Himmel, Nachmittags Sonnenschein, die Temperatur der Luft 12° bis 19° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch XXI. Sambucus nigra.

Am 31. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Sonnenschein, die Temperatur der Luft 15°—24° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch XXII. Aristolochia tomentosa.

Am 27. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 4 Uhr. Meistentheils Sonnenschein, die Lufttemperatur 12°—23° C.

Bei der Jodprobe:
1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

Versuch XXIII. Aristolochia tomentosa.

Am 29. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 4 Uhr. Weiße Wolken, zuweilen Sonnenschein, die Temperatur der Luft 12°—23° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Wenig Stärke.

Versuch XXIV. Aristolochia tomentosa.

Am 31. Mai. Beschattungsdauer 6 Uhr bis 5 Uhr. Sonnenschein, die Temperatur der Luft 15°—24° C.

Bei der Jodprobe:

1. Das beschattete Blatt: Keine Stärke.
2. Das überstehende Blatt: Viel Stärke.

III. Einflufs des Welkens auf die Stärkebildung durch Assimilation.

Bei seinen 1883 gemachten und dann in den Arbeiten des bot. Instituts (Bd. III, Heft I) beschriebenen Versuchen machte SACHS gelegentlich und wiederholt die Wahrnehmung, daß welk gewordene Blätter auch bei günstiger Beleuchtung keine oder sehr wenig Stärke erzeugen, womit auch eine neuere Angabe KREUSLER's, der mit elektrischem Lichte arbeitete, übereinstimmt. Ich wurde von Herrn Prof. SACHS veranlaßt, diese Wahrnehmungen etwas eingehender zu prüfen.

Zu diesem Zwecke wurden früh Morgens Blätter paarweise je von derselben Pflanze abgeschnitten, ihre Reinheit von Stärke konstatirt und dann im dunkeln, feuchten Raume aufbewahrt, wobei sie frisch blieben. Wenn dann später bei stärkerer Beleuchtung der Versuch anfangen sollte, so wurde das eine Blatt herausgenommen, den Sonnenstrahlen in trockener Luft auf einige Minuten ausgesetzt und so zum Welken gebracht; sobald dies eintrat, wurde die Luft im Glascylinder, in welchem das Blatt aufgehängt war, mit Kohlensäure bereichert, jedoch so, daß der Cylinder offen blieb, um die Luft hinreichend trocken zu halten, damit das Blatt welk bleibe.

Das andere Blatt wurde frisch, wie es war, in einen gleichen Glascylinder gestellt, der unten Wasser enthielt, und damit das Blatt nicht welken könne, wurde dieser Cylinder oben geschlossen. Um auch in diesem Gefäß die Luft kohlensäurereicher zu machen, wurde vor dem Verschließen des Cylinders eine Portion käuflichen kohlensauren Wassers gegossen, wie es SACHS auch bei seinen Demonstrationen über Kohlensäurezersetzung durch Wasserpflanzen am Sonnenlicht gelegentlich im Colleg anzuwenden pflegt.

Die beiden mit den Vergleichsblättern besetzten Cylinder (von je $4^1/_2$ Liter Inhalt) wurden neben einander in größere gläserne, mit Wasser gefüllte Gefäße gestellt, um eine zu starke Erwärmung durch die Sonnenstrahlen zu vermeiden, da das Wasser des größeren Gefäßes durch Erneuerung die Temperatur in den Versuchsgläsern hinreichend zu reguliren er-

laubte. Die Temperatur der Luft in letzteren stieg gelegentlich bis auf 28° C., was nicht zu hoch ist.

Das durch die Jodprobe jedesmal festgestellte Resultat war nun, daß das gewelkte Blatt keine Stärke erzeugte, während diese in dem frischen, turgescenten Blatte reichlich erschien.

Es kommt mir nicht darauf an, zu erklären, warum dies so geschieht; ich wünsche hier vielmehr nur die Thatsache selbst festzustellen.

Versuch I. Atropa Belladonna.

Am 28. Mai. Ein offener Cylinder mit welkgewordenem Blatt und ein geschlossener Cylinder mit frischem Blatt wurden um 1 Uhr exponirt. Die Sonne schien ununterbrochen, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur in den beiden Cylindern 20°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch II. Atropa Belladonna.

Am 29. Mai. Anfang der Exposition um 2 Uhr, Ende um 4 Uhr. Der Himmel war mit hellleuchtenden weißen Wolken überzogen, die Lufttemperatur 23° C. Die Temperatur der beiden Cylinder 23°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch III. Sambucus nigra.

Am 28. Mai. Expositionsdauer 1 Uhr bis 3 Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 19° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 20°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkevoll.

Versuch IV. Sambucus nigra.

Am 29. Mai. Expositionsdauer 2 Uhr bis 4 Uhr. Bewölkter Himmel, die Lufttemperatur 23° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 23°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch V. Beta trigyna.

Am 31. Mai. Expositionsdauer 12½ bis 2½ Uhr. Sonnenschein, die Temperatur der Luft 23° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 23°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkevoll.

Versuch VI. Beta trigyna.

Am 1. Juni. Expositionsdauer 12½ Uhr bis 2½ Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 28° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 24°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch VII. Aquilegia glauca.

Am 31. Mai. Expositionsdauer 12½ bis 2½ Uhr. Sonnenschein, die Lufttemperatur 23° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 23° bis 28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch VIII. Aquilegia glauca.

Am 1. Juni. Expositionsdauer 12½ bis 2½ Uhr. Ununterbrochener Sonnenschein, die Temperatur der Luft 28° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 24°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch IX. Vitis Labrusca.

Am 3. Juni. Expositionsdauer 9 Uhr bis 11 Uhr. Sonnenschein, zuweilen weiße Wolken, die Temperatur der Luft 26° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 23°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das frische Blatt: Stärkevoll.

Versuch X. Vitis Labrusca.

Am 2. Juni. Expositionsdauer 12½ bis 2½ Uhr. Sonnenschein, zuweilen weiße Wolken, die Lufttemperatur 28° C. Die Temperatur in beiden Cylindern 24°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.

Das grüne Blatt: Stärkereich.

Folgende drei Versuche mit den im Topf eingewurzelten Pflanzen gemacht.

Versuch I. Dipsacus laciniatus.

Am 29. Mai. Zwei im Topf eingewurzelte Pflanzen wurden zum Versuch benutzt. Eine Pflanze wurde einige Tage lang nicht begossen, nach 8 Uhr fing sie an schlaff zu werden; die andere Pflanze, welche oft begossen wurde, war dagegen den ganzen Tag durch ganz frisch geblieben. Um 4 Uhr wurde je ein Blatt von jeder Pflanze abgenommen und untersucht. Weiße Wolken, die Lufttemperatur 16°—23° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.
Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch II. Dipsacus laciniatus.

Am 31. Mai. Versuchsdauer 8 Uhr bis $2^1/_2$ Uhr. Sonnenschein, die Temperatur der Luft 19°—23° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.
Das frische Blatt: Stärkereich.

Versuch III. Dipsacus laciniatus.

Am 1. Juni. Versuchsdauer 8 Uhr bis $2^1/_2$ Uhr. Die Sonne schien ununterbrochen, die Temperatur der Luft 19°—28° C.

Resultat:

Das welkgewordene Blatt: Stärkefrei.
Das frische Blatt: Stärkereich.

Würzburg, den 10. Juli 1886.

Anmerkung des Herausgebers. Die hier festgestellte Thatsache dürfte ihre genügende Erklärung in der Annahme finden, daß sich die Spaltöffnungen welkender Blätter schließen, den Eintritt kohlensäurehaltiger Luft verhindern. Vgl. darüber H. Leitgeb, »Beiträge zur Physiol. der Spaltöffnungen« in »Mitth. des bot. Inst. zu Graz« (Jena 1886).

XVI.

Über die Biegungselastizität von Pflanzentheilen.

Von

Dr. **Emil Detlefsen,**
Gymnasiallehrer zu Wismar.

II. Theil, mit 4 Holzschnitten.

Welchen Nutzen gewährt den Pflanzen die Biegungsfähigkeit ihrer Theile?

Der Druck des Windes auf die oberirdischen Pflanzenorgane vermindert sich nicht unbeträchtlich, wenn dieselben sich biegen. Besonders die breiten Blattflächen würden, wenn sie nicht so beweglich wären, bei etwas heftigerem Winde einem so ungeheuren Drucke ausgesetzt sein, daß größere Pflanzen, besonders reich belaubte Bäume, gar nicht existiren könnten. Keiner von ihnen würde einen Sturm überdauern. Aber die Blätter, die Blattstiele, die jungen blättertragenden Sprosse, sie alle sind in hohem Grade biegungsfähig. Sie alle biegen sich, sobald der Wind in die Krone hineinfährt, und zwischen ihnen entstehen überall enge oder weite Lücken. So verkleinert sich die vom Winde gedrückte Fläche, und je beweglicher die Belaubung einer Pflanze ist, desto kleiner ist unter sonst gleichen Umständen die Luftmasse, deren Druck sie auszuhalten hat, desto geringer also auch die Spannung, in welche die weniger beweglichen Theile: die größeren Äste, der Stamm und die Wurzeln versetzt werden. Auch ist die direkte Wirkung des Windes auf die von ihm ergriffenen Pflanzentheile für diese sehr wenig gefahrbringend, wenn er unter sehr spitzem Winkel auf sie drückt. An Stelle eines unter spitzem Winkel wirkenden Druckes kann man je zwei Kräfte setzen, einen parallel der Oberfläche wirkenden Zug und einen zu ihr senkrechten Druck. Dieser Druck ist für alle Pflanzentheile, die in Folge eingetretener Biegungen fast der Windrichtung parallel geworden sind, beinahe verschwindend klein, und sie sind fast nur noch einem in ihrer Längsrichtung wirkenden Zuge ausgesetzt. Von allen möglichen Spannungen sind aber gerade die durch Dehnung hervorgerufenen die ungefährlichsten, denn in diesem Falle werden alle Gewebe eines Querschnittes gleichmäßig ausgedehnt, sie alle leisten der Verlängerung Widerstand, jedes entsprechend dem Querschnitt

und Elastizitätsmodul seiner Zellhäute. Bei Biegungen sind dagegen die in der Neutralen liegenden und die ihr nahen Gewebe fast völlig wirkungslos, in um so höherem Grade sind aber die peripherisch gelagerten gefährdet.

Die Wurzeln sind durch ihre Lage im Boden keineswegs gegen Biegungen völlig geschützt. Wenn der Stamm einer Pflanze sich im Winde hin und her bewegt, werden besonders auf der Seite, nach der sich die Pflanze neigt, die oberen Theile ihrer Wurzeln nicht unbeträchtlich gebogen. Dem setzen sie nur einen geringen Widerstand entgegen, während die sich spannenden Wurzeln der gegenüberliegenden Seite die Pflanze halten. Gerade wegen des Zusammenwirkens aller Wurzeln bedürfen sie der Steifheit und Tragfähigkeit nicht und sind also bei größtmöglichster Biegungsfähigkeit am meisten gegen die durch Biegungen bedingten Spannungen geschützt.

Im Folgenden sollen einige Messungen über die Steifheit von Pflanzentheilen mitgetheilt werden. Mit diesem Namen bezeichnen wir ja die aus der Beschaffenheit eines Körpers hervorgehende Widerstandsfähigkeit desselben gegen biegende Kräfte. So lange die Biegungen gering sind, kann sie als konstant betrachtet werden; die Krümmungsradien sind den Momenten der Kräfte umgekehrt proportional. Ist M das Moment einer biegenden Kraft, r der Radius des Krümmungskreises der neutralen Axe, C eine Konstante, dann ist auch für nicht homogene, nicht isotrope und im ungebogenen Zustande gespannte Körper, wie die Pflanzentheile es ja alle sind, so lange sie nur gerade sind und die Krümmung unbeträchtlich, zu setzen

$$r = C : M.$$

Die Gleichung entspricht der für die geraden, homogenen, isotropen und spannungslosen Körper abgeleiteten $r = WE : M$, und wir bezeichnen unsere Konstante mit demselben Namen, mit dem wir die Konstante WE benannt haben, als das Biegungsmoment.

Die Bestimmungen des Biegungsmomentes führte ich immer direkt aus, d. h. ich berechnete dasselbe aus Biegungsversuchen, die ich mit den betreffenden Pflanzentheilen anstellte. In vielen Fällen genügte es übrigens, das Verhältniß der Biegungsmomente verschiedener Pflanzentheile zu kennen.

Die Objekte wurden immer auf zwei Metallschneiden gelegt, und da ihre Weichheit eine merkliche Zusammendrückung voraussehen ließ, wurde zunächst auf die Schneide ein 1 cm langes Täfelchen von Spiegelglas von der Breite der Schneide gelegt, auf dem ein rinnenförmig zusammengebogenes Stück dicken Eisenblechs mit Siegellack festgekittet war. Bei Untersuchung von parallelepipedisch gearbeiteten Holzstücken fehlte natürlich die Metallrinne auf den Spiegelglasstücken. In Fig. 1 S. 414 sind dieselben nicht mitgezeichnet. Da die beweglichen, auf einem starken Eisenstabe verschiebbaren Schneiden immer mit der Wasserwage genau horizontal gestellt wurden,



da die Befestigung des Eisenstabes in zwei starken Haltern eine genügende war, und auch die Schneiden jede mit zwei Schrauben befestigt wurden, erwies sich bei eigens zu diesem Zwecke angestellten Versuchen die Unterlage der Objekte als so wenig beweglich, daß dadurch kein bemerkbarer Fehler hervorgerufen wurde. Die Schneiden wurden immer so befestigt, daß sie von einer auf dem Eisenstabe genau in der Mitte zwischen seinen beiden Befestigungspunkten angebrachten Marke gleich weit entfernt waren. Da Änderungen in der Befestigung der Schneiden immer sehr umständlich sind, weil die neue Befestigung auch immer wieder geprüft werden muß, und es auch aus anderen Gründen besser ist, mit nicht zu viel verschiedenen Längen zu operiren, wandte ich später zwei Paare von Schneiden an, von denen das äußere etwa doppelt so weit von der Marke entfernte Paar 2 mm höher war. Die Belastung ließ ich immer genau in der Mitte wirken.

Die eintretenden Veränderungen, die sich beobachten lassen, sind doppelter Art:

1. Senkung,
2. Richtungsänderung.

Die Senkung erreicht in der Mitte, die bei der Biegung eintretende Richtungsänderung an den beiden Enden, wo die Objekte den Schneiden aufliegen, ihren größten Betrag. Ein fest mit dem Ende verbundener langer Zeiger würde während der Biegung eine größere Bewegung zeigen, als ein solcher, der an irgend einer anderen Stelle mit dem Objekte verbunden wäre.

Die Beobachtung der Senkung ist mit allerlei Übelständen verbunden. Der Krümmungsradius darf an keiner Stelle zu groß werden. Um dennoch meßbare Senkungen zu erhalten, durfte ich die untersuchten Stücke nicht zu kurz nehmen. Ich wählte als Länge 300 mm. So weit waren die Schneiden von einander entfernt. Das Objekt war natürlich einige Centimeter länger. An den Stellen oberhalb der Schneiden trug es beiderseits als Marke einen horizontalen Strich, über dem ein Pünktchen angebracht war. Eine Marke von derselben Art wurde in der Mitte nahe der Unterseite angebracht. Je nach der Färbung des Objektes nahm ich zu den Marken entweder weiße oder schwarze Tusche. Da die mittlere Marke nicht bedeckt werden durfte, benutzte ich zum Anhängen der Lasten einen länglichen, vorn offnen Ring aus starkem Stahldraht. Solcher Ringe hatte ich, ebenso wie von den Unterlagen für die Objekte, mehrere vorräthig, so daß ich immer die passenden auswählen konnte. Die Beobachtung der Senkungsgrößen geschah mit dem Kathetometer, dessen Fadenkreuz immer auf die unter dem Pünktchen liegende ihm zugekehrte Seite des horizontalen Striches eingestellt wurde. Leider giebt der Nonius des Kathetometers nur $^1/_{10}$ mm an. Die Vergrößerung des Fernrohres, die Empfindlichkeit der Libelle (1 Theilstrich = 10 Sekunden) und die ganze äußerst solide Bauart des benutzten Apparates würden genauere Messungen gestatten. Es wurden

also in den meisten Fällen noch Hundertstel Millimeter durch Schätzung bestimmt. Die Beobachtung der Marken an den Enden des Objektes war nothwendig, weil nicht selten trotz aller Vorsicht ein geringes Rollen des Objektes auf seiner Unterlage eintrat, das auf diese Weise konstatirt werden konnte. Solche Versuche wurden dann natürlich sofort kassirt.

Wegen der drei mit aller Sorgfalt auszuführenden Messungen mußte ich die Belastung 8 Minuten lang dauern lassen. Es wurde immer zuletzt die Lage der mittleren Marke bestimmt, und am Ende der 8. Minute, unmittelbar vor der Entlastung, wurde das Zusammenfallen des Fadenkreuzes mit der Marke immer noch einmal konstatirt, resp. unmittelbar vorher mit Hilfe der Stellschraube noch eine kleine Korrektur vorgenommen. Nach dieser Methode habe ich nur die geringste Zahl meiner Messungen gemacht, denn sie ist zu umständlich und die Belastung dauert zu lange. Man muß ferner ziemlich stark belasten und bei der Länge der Objekte sind die theoretischen Grundlagen der Berechnungen auch nicht völlig unanfechtbar. Die Voraussetzung, daß die elastische Linie des gebogenen Pflanzentheils mit derjenigen eines geraden Prismas von derselben Länge, dessen Mitte sich um denselben Betrag unter der dort wirkenden Belastung senkt, übereinstimme, kann kaum gemacht werden, denn das Biegungsmoment hatte für verschiedene Querschnitte ganz gewiß recht ungleiche Werthe.

Ich brauchte diese Methode darum auch nur zu Versuchen über die gleich zu behandelnde Frage. In allen anderen Fällen wurde die Richtungsänderung der freien Enden bestimmt, wie dies weiter unten beschrieben werden soll.

Veränderung der Steifheit mit dem Wassergehalt.

Die Thatsache, daß vorwiegend aus parenchymatischen Zellen bestehende Pflanzentheile durch Wasserverlust »welk« werden, ist ja so allgemein bekannt, daß ich hier nicht weiter darauf einzugehen brauche. Wie steht es aber mit Pflanzentheilen, die nur zum geringen Theile aus turgescirenden Zellen bestehen? Wie verändert sich z. B. die Steifheit eines Getreidehalmes bei Abnahme des Wassergehaltes seiner Zellhäute? Es vermindert sich in diesem Falle nicht blos die Turgescenz der parenchymatischen Zellen, sondern es wird auch der Elastizitätsmodul der Zellhäute ein anderer; da der Durchmesser des Halmes abnimmt, rücken alle Elemente in einen geringeren Abstand von der Neutralen. Wo reich entwickeltes turgescentes Parenchym die Verbindung zwischen den härteren Geweben herstellt, müssen nach Abnahme der Turgescenz diese bei der Biegung bedeutendere Änderungen ihrer gegenseitigen Lage zeigen als vorher. Deduktiv sind diese Fragen nicht zu behandeln.

Da ich eine Versuchsreihe natürlich immer mit demselben Objekt anstellte, da ich an demselben stets die Last auf denselben Punkt

wirken ließ und auch immer nahezu dieselben Punkte unterstützte — die Objekte wurden während des Welkens nicht viel kürzer — können die beobachteten Senkungen recht wohl eine Vorstellung von der in den einzelnen Querschnitten eintretenden Veränderung des Biegungsmomentes geben und man kann dieses recht wohl den Senkungen umgekehrt proportional setzen. Die Objekte ließ ich in aufrechter Stellung hängend in einem Dunkelschrank welken, später wurden sie dann an ein offenes Südfenster gehängt, wo sie auch zeitweilig dem Sonnenschein ausgesetzt waren. Zwischen jeder Beobachtung und der folgenden liegt ein Zeitraum von mehreren Stunden, nicht selten sogar von einem ganzen Tage. Ich hielt es eben gerade für wesentlich, die Welkung nicht zu rasch eintreten zu lassen. Zur Bestimmung des Wassergehalts wurden die Objekte zu Anfang und zu Ende jedes Versuches gewogen und aus den erhaltenen Zahlen das Mittel genommen. Um ungleichmäßige Austrocknung, besonders Austrocknung von den Schnittflächen aus zu verhindern, waren diese mit Staniolblättchen bedeckt, deren Gewicht natürlich immer von dem gefundenen Gewicht abgezogen werden mußte. Nach Beendigung des Versuchs wurden die Objekte bei 120° C. getrocknet, bis kein Gewichtsverlust mehr eintrat. Daraus konnte dann leicht der Wassergehalt berechnet werden, den ich im Folgenden immer so angebe, daß ich das Trockengewicht des Objektes gleich 1 setze.

1. Versuch. 45 cm langes Stück aus einem geraden, kräftigen Stamme von Impatiens glandulifera. In der Mitte des Objektes lag ein Knoten. Durchmesser, bestimmt durch Messung an 14 je 2 cm von einander entfernten Punkten, im Mittel 26,33 mm.

Die Versuche dauerten vom 24. bis 28. Juli.

Trockengewicht 8,19 g.

Gewicht	Senkung bei 1 k Belastung	Wassergehalt	Biegungsmoment
131,42 g	1,35 mm	15,05	1
130,80 -	1,55 -	14,97	0,87
128,46 -	2,31 -	14,69	0,58
125,54 -	4,11 -	14,33	0,32
122,81 -	5,05 -	14,00	0,27
120,40 -	5,88 -	13,70	0,23
119,28 -	5,93 -	13,56	0,23

Nach der letzten Messung wurde wiederum an denselben Punkten der Durchmesser bestimmt. Es ergab sich das Mittel: 25,65 mm. Darauf wurden die Intercellularräume unter der Luftpumpe mit Wasser injicirt. Einige Stunden später fand ich wieder als Senkung der Mitte bei Belastung mit 1 k 1,4 mm. Die bedeutende Abnahme der Steifheit beim Welken beruht wohl hauptsächlich darauf, daß der nur durchschnittlich 0,3 mm dicke Holzring bei den eintretenden Biegungen seine Form bedeutend

stärker als im frischen Stengel veränderte. Die Verminderung des Stengeldurchmessers reicht nämlich zur Erklärung der beobachteten Veränderungen bei weitem nicht aus.

Es scheint überhaupt der Nutzen, den die Turgescenz der Zellen den Pflanzentheilen in Bezug auf Steifheit gewährt, hauptsächlich darin zu bestehen, daß durch sie alle Zellhäute in einer bestimmten gegenseitigen Lage festgehalten werden.

2. Versuch. Stück eines blühenden Sprosses von Delphinium elatum. 2. Juli bis 17. Juli. Trockengewicht 5,97 g.

Gewicht	Senkung bei 1 k Belastung	Wassergehalt	Biegungs-moment	Bemerkungen
23,98 g	2,1 mm	2,99	1,	
23,18 -	2,1 -	2,98	1,0	
22,60 -	2,3 -	2,75	0,91	
21,36 -	2,4 -	2,71	0,87	
19,89 -	2,6 -	2,33	0,81	
19,11 -	2,7 -	2.20	0,78	
17,31 -	2,7 -	1,90	0,78	
14,11 -	2,8 -	1,53	0,75	
12,45 -	2,8 -	1,08	0,75	
11,28 -	3,0 -	0,89	0,70	
7,40 -	2,2 -	0,07	0,95	Das Objekt war lufttrocken.

3. Versuch. Secale cereale. Gerades Internodium aus der Mitte eines Halmes, 39 cm lang, fast cylindrisch. Der Durchmesser in der Mitte verkleinerte sich bei der Trocknung von 4,9 auf 4,0 mm. Absolutes Trockengewicht 0,5356 g. Dauer des Versuchs vom 22. Juli bis zum 26. Juli.

Gewicht	Senkung bei 50 g Belastung	Wassergehalt	Biegungs-moment
1,2541 g	3,84 mm	1,341	1
1,1408 -	3,91 -	1,129	0,982
0,7170 -	3,93 -	0,339	0,977
0,6364 -	3,96 -	0,189	0,969
0,6190 -	3,99 -	0,156	0,963
0,6044 -	4,10 -	0,129	0,936

Also auch in diesem Falle vermindert sich das Biegungsmoment um so mehr, je trockner der Halm wird. Vor dem zuletzt aufgeführten Versuche war er sogar eine kurze Zeit lang über Chlorcalcium ausgetrocknet.

Nach den mitgetheilten Versuchen möchte ich vermuthen, daß alle Pflanzentheile, wenn ihre Zellhäute mit Wasser gesättigt sind und ihre Zellen sich im Zustande höchster Turgescenz befinden, stets steifer sind als bei geringerem Wassergehalte, so daß also ein weniger Wasser enthaltender lebender Pflanzentheil stets nicht so steif ist, als er sein könnte, Wie Pflanzentheile sich bei künstlich gesteigerter, sehr scharfer Austrocknung verhalten, ist eine Frage von untergeordnetem Interesse.

Biegungsversuche mit Spiegelbeobachtungen.

Wie schon oben auseinander gesetzt, sind mancherlei Unzuträglichkeiten mit Biegungsversuchen verknüpft, bei denen die Größe der Durchbiegung in der Mitte bestimmt wird.

Pscheidl[1]) hatte den glücklichen Gedanken, die Tangente des Winkels, um den die Lage der neutralen Axe eines beiderseits auf Schneiden aufliegenden geraden Prismas, das durch eine in seiner Mitte senkrecht zu seiner Oberfläche wirkende Kraft gebogen wird, sich an den Unterstützungspunkten ändert, nach POGGENDORF's bekannter Methode der Spiegelablesung zu bestimmen. Bei dieser spiegelt sich bekanntlich ein entfernter Maßstab auf einer ebenen Fläche, gegen die ein Fernrohr senkrecht gerichtet ist, dessen Fadenkreuz mit einem bestimmten Punkte des Maßstabes koincidirt. Dreht sich der Spiegel um einen Winkel α, so fällt nunmehr ein anderer Punkt des Maßstabes mit dem Fadenkranz zusammen. Die somit beobachtete scheinbare Verschiebung des Maßstabes sei v, der Abstand des Maßstabes vom Spiegel sei d, dann ist tang $2\alpha = v:d$ und da wir es hier mit sehr kleinen Winkeln zu thun haben, kann man setzen tang $\alpha = v : 2d$.

Der von mir benutzte Apparat hat folgende Form: Das Objekt ruht auf den beiden Schneiden a und b, die in der schon oben angegebenen

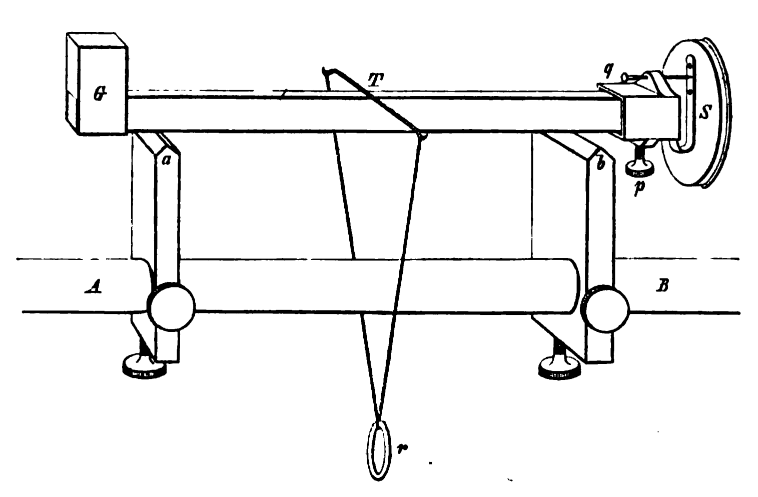


Fig. 1. Vergl. den Text.

Weise an der Stange AB befestigt sind. Über das Objekt ist genau in der Mitte ein wagerecht liegender starker Messingdraht T gelegt, an dem mit starken Seidenfäden der Ring r befestigt ist, in den die Schale mit den Gewichten

1) Bestimmung eines Elastizitätskoeffizienten durch Biegung eines Stabes. Sitzungsberichte der Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 79, Abth. 2. Januar 1879.

gehängt wird. Der Spiegel, bestehend aus einem ebenen Glastäfelchen, das auf seiner dem Beschauer zugekehrten Vorderseite versilbert ist, ruht in einer Messinghülse S, die durch eine Feder mit einem vierseitigen Kästchen verbunden ist. Durch Bewegung der Schraube q kann der Spiegel vertikal gestellt werden. Das Kästchen ist etwas größer als die vierseitigen Holzstücke, an denen es befestigt wird, indem durch Anziehen der Schraube p ein rechteckiges, in der Figur nicht sichtbares Metallstück bewegt wird. Nach Lösung der Schraube p kann nöthigenfalls zur groben Einstellung des Spiegels demselben eine geringe seitliche Drehung gegeben werden. War so der Maßstab nahezu in das Gesichtsfeld des Fernrohres gebracht, dann genügte eine ganz geringe Verschiebung des vorderen, auf der Schneide b liegenden Theils unseres Objektes nach rechts oder links, damit das Bild des Maßstabes durch das Fernrohr im Spiegel sichtbar wurde. Das Fernrohr war etwa 1 m vom Spiegel entfernt, der Maßstab reichlich 3 m. Fernrohr und Maßstab standen fast in gerader Linie und natürlich in derselben Höhe. Der Maßstab stand genau vertikal. Der Spiegel wog etwas über 20 g und wurde durch ein auf der anderen Seite des Holzstückes angebrachtes Gegengewicht G im Gleichgewicht gehalten. Bei runden Objekten benutzte ich ein Spiegelchen, das mit Siegellack an einem kleinen Flaschenkork befestigt war. Aus diesem ragten an der anderen Seite vier Nähnadelspitzen von 4—5 mm Länge hervor, die in den betreffenden Pflanzenstengel hinein gedrückt wurden. Dies muß mit sehr sicherer Hand geschehen. Hat man während des Hineindrückens der Nadelspitzen den Spiegel seitlich bewegt, so bewegt er sich nachher wieder langsam zurück und eine Beobachtung ist unmöglich. Übrigens ist es keineswegs schwer, den Spiegel in richtiger Lage zu befestigen, wenn man nur das Objekt möglichst vertikal und die Ebene des Spiegels möglichst horizontal hält, wenn es auch nicht immer gleich das erste Mal nach Wunsch gelingt. Das Objekt muß möglichst senkrecht zur Richtung der Schneiden liegen, sonst würde ja der Abstand der Unterstützungspunkte größer als der Abstand der Schneiden.

Diese Methode gestattet selbst bei verhältnißmäßig kurzen Objekten mit ziemlich kleinen Belastungen zu operiren. Wenn man das Einhängen der Last in den Ring und die Entlastung durch einen Gehilfen besorgen läßt, wie ich dies fast immer that, kann die Dauer jeder Belastung auf einige Sekunden beschränkt werden.

Zur Bestimmung des Biegungsmomentes wurden die Objekte als prismatisch betrachtet. Da Stammtheile dies niemals sind, wurden 2 Beobachtungen mit jedem gemacht, indem der Spiegel einmal am unteren und einmal am oberen Ende befestigt wurde. In der Regel war im letzteren Falle die Verschiebung des Spiegelbildes etwas größer. Aus beiden Werthen wurde das Mittel genommen und dies der Berechnung des Biegungsmomentes zu Grunde gelegt. Damit war denn auch ein aus etwas ungleicher Zu-

sammendrückung der beiden Enden hervorgehender Fehler möglichst beseitigt. Wird nämlich die Spitze des Objektes stärker zusammengedrückt als seine Basis, so folgt daraus auch schon eine Drehung des Spiegels und damit eine scheinbare Verschiebung des Maßstabes, während jede Senkung des Spiegels, die von keiner Drehung begleitet ist, keine Bewegung des Spiegelbildes bedingt. Daß nicht etwa durch ungleiche Senkung der Schneiden eine Bewegung hervorgerufen wird, wurde durch folgendes Experiment festgestellt. Der den Spiegel tragende Holzstab blieb unbelastet, dagegen ließ ich auf die Stange AB genau in der Mitte zwischen den beiden Schneiden eine Last von 5 k einwirken: Das Spiegelbild verschob sich nicht. Bei den Versuchen waren 2 k die größte angewandte Belastung. Der Maßstab war in Millimeter getheilt. Zehntel Millimeter wurden geschätzt.

Das Moment M der Last P ist $M = C : r$ (vergl. oben S. 409). Bezeichnen wir die Länge des belasteten Stückes, also den Abstand der Schneiden mit l, den Neigungswinkel der elastischen Linie gegen die Horizontale in einem beliebigen, um die Länge x von der Mitte, dem Angriffspunkte der Last, entfernten Punkte mit α, so ist $M = {}^1/_4\,(l - 2x)\,P$, $r = \frac{dx\sqrt{(1 + \operatorname{tang}\alpha^2)^3}}{d \operatorname{tang}\alpha}$;

also ${}^1/_4\,(l - 2x)\,P\,dx = C\,\frac{d \operatorname{tang}\alpha}{\sqrt{(1 + \operatorname{tang}\alpha^2)^3}}$.

Daraus ergiebt sich für die Endpunkte durch Integration

$$ {}^1/_{16}\, l^2 P = C.\ \frac{\operatorname{tang}\alpha}{\sqrt{1 + \operatorname{tang}\alpha^2}}. $$

Wegen der Kleinheit des Winkels kann $\sqrt{1 + \operatorname{tang}\alpha^2} = 1$ gesetzt werden, $\operatorname{tang}\alpha = v : 2d$ (s. oben), also

$$ C = \frac{d\, l^2 P}{8v}, $$

Experimentirt man mit homogenen Körpern, wird also $C = W.E$, so ergiebt sich der Elastizitätsmodulus

$$ E = \frac{d\, l^2 P}{8 W v}, $$

z. B. für eine parallelepipedische Stange von der Breite b und der Höhe h, wo also $W = {}^1/_{12}\, b h^3$,

$$ E = \frac{3 d\, l^2 P}{2 b h^3 v}. $$

Die Belastungen wurden meistens so gewählt, daß die scheinbaren Verschiebungen 20 bis 30 Millimeter betrugen. Dem entspricht bei 3200 mm Abstand des Maßstabes ein Drehungswinkel des Spiegels von 11 bis 16 Minuten. Bei einem Abstand der Schneiden von 110 mm ist dann für die am stärksten gekrümmte Stelle eines prismatischen Körpers, für die Mitte, der Krümmungsradius[1]) 4,4 bis 2,9 Meter. Bei so großem

[1]) $r = C : M.\ \ C = d l^2 P : 8v,\ M = {}^1/_4\, l P;\ \ r = d l : 4v.$

Krümmungsradius sind natürlich, wenn die Dicke der gebogenen Stäbe nur wenige Millimeter beträgt, die spezifischen Verlängerungen resp. Verkürzungen in allen ihren Theilen gering. Selbst bei einem Krümmungsradius von 2,9 Meter beträgt für die Mitte eines 6 mm dicken Stabes von rechteckigem Querschnitt die spezifische Längenänderung der oberflächlich gelagerten Fasern nur 1 : 1000. Diese große Feinheit der Methode, die schon mit geringen Formänderungen zu experimentiren gestattet, bedingt aber auch, daß bei unvorsichtiger Handhabung die Resultate ganz unbrauchbar werden. Das ist aber ja in gleicher Weise beim Gebrauch aller genannten Meßinstrumente der Fall.

Von den Fehlerquellen sei hier noch einmal die Veränderung der Querschnittsform durch Zusammendrückung erwähnt. Daß der Druck sich an den Unterlagen auf eine möglichst große Fläche vertheilt, wurde durch Auflegen der Glastäfelchen auf die Metallschneiden erreicht. Die Beweglichkeit des Apparates wird dadurch nicht beeinträchtigt und die Krümmung ist in der Nähe der Unterlagen ohnehin verschwindend. Dagegen muß die in der Mitte angebrachte Last an einer möglichst schmalen Stelle wirken, und da gerade für diese das Moment der Last ein Maximum ist, muß eine Zusammendrückung sich hier durch Verkleinerung des Biegungsmomentes besonders bemerkbar machen. Das ist aber ein Fehler, der bei allen Biegungsversuchen auftritt, und gerade die oben beschriebene Methode vermindert ihn mehr als jede andere, da sie ja ein Arbeiten mit so geringen Belastungen gestattet. Wählt man dagegen eine andere Methode der Befestigung, spannt man das Objekt in einen Schraubstock und belastet es am freien Ende, so erwächst aus dieser Art der Befestigung, die erst recht mit bedeutender Zusammendrückung verbunden ist, noch eine andere Fehlerquelle, da der eingeklemmte Theil des Objektes nicht in seiner ganzen Länge völlig unbeweglich ist[1]).

Um zu entscheiden, ob trotz der außerordentlich geringen Formänderungen doch noch bleibende Veränderungen bemerkbar sind, machte ich einige Biegungsversuche mit Stäben aus frischem Holze von quadratischem Querschnitt. Die Stellung des Spiegelbildes zum Fadenkreuz des Fernrohres wurde vor, während und nach der Belastung notirt. Die Dauer der Belastung betrug 5 Sekunden. 15 Sekunden nach der Entlastung wurde zum zweitenmal beobachtet, da nachher im Laufe der nächsten Minuten keine irgendwie bemerkbare Veränderung in der Lage des Spiegels mehr vorging. Die Länge der Stäbe betrug 15 cm, der Abstand der Schneiden 110,5 mm, die Entfernung des Maßstabes vom Spiegel 3214 mm.

1) In dieser Weise experimentirte SCHWENDENER mit 60 resp. 70 cm langen Stücken von Gras- und Binsenhalmen (Mech. Prinzip S. 98 u. f.), was ich hier deshalb anführe, da dieser Punkt infolge eines Irrthums leider von mir verkehrt dargestellt ist (S. 184 dieses Bandes).



Bei einer Belastung der Mitte mit 520 g beobachtete ich auf diese Weise an 6 Stäben aus dem Splint eines aufrechten, 12 cm dicken, fast kreisrunden Astes von Ulmus campestris bei einer totalen Verschiebung des Spiegelbildes um im Mittel 15,01 mm eine »bleibende« Verschiebung um im Mittel 0,26 mm, so daß also die elastische Verschiebung hier im Mittel 14,75 mm betrug. Jeder Stab wurde zweimal belastet, so daß die Krümmung einmal in der Richtung der radial gelagerten und einmal in derjenigen der tangential gelagerten Flächen vor sich ging. So hatte ich nämlich die Stäbe aus dem Aststücke herausschneiden lassen. Unter denselben Umständen fand ich an fünf 6 mm dicken Stäben aus dem Splinte eines 32 Jahre alten Stammes von Juglans regia das Mittel der totalen Verschiebung zu 28,20 mm, dasjenige der bleibenden Verschiebung zu 0,30 mm[1]). Während also bleibende Verbiegungen sehr häufig bemerkt wurden, war dagegen von einer länger als einige Sekunden dauernden elastischen Nachwirkung auch bei den Versuchen mit krautigen, saftstrotzenden Pflanzentheilen nichts zu bemerken. Der Ausdruck elastische Nachwirkung bedeutet hier überall die bekannte Thatsache, daß die Formänderungen elastischer Körper, besonders solcher von geringer Härte niemals momentan sind. Wie lange Zeit es dauert, bis Pflanzentheile, die »fast ganz aus verholzten Zellen bestehen«, nach einer etwas beträchtlicheren Biegung wieder ihre vorige Gestalt annehmen, habe ich bereits früher[2]) gezeigt.

Folgendes Beispiel möge eine Vorstellung davon geben, wie die Versuchsresultate zur Berechnung der Biegungsmomente gebraucht wurden. Am 19. September wurde ein vollkommen gerader Schaft von Typha latifolia, 1,57 m lang, der an seiner Spitze einen großen, 225 mm langen Kolben trug, nach Entfernung dieses Kolbens und der Blätter (die Blattscheiden, welche untereinander und mit der Axe durch zähen Schleim verklebt sind, wurden am Objekte belassen) in 6 gleichlange Stücke zerlegt, die in aufrechter Stellung einen Tag lang in Wasser untergetaucht wurden. Dies geschah auch bei allen folgenden Experimenten, um maximalen Wassergehalt der Objekte herzustellen. Jedes Stück wurde erst, wenn es zum Versuch gebraucht werden sollte, aus dem Wasser herausgenommen. Es mußten so lange Stücke genommen werden, da die Blattscheiden bei ihrem bekannten anatomischen Bau einer Zusammendrückung nur sehr geringen Widerstand entgegensetzen. Das bedingte dann aber wieder für einzelne Stücke einen ziemlich großen Unterschied der an den beiden Enden beobachteten Verschiebungen. Das aus ihrem Mittel berechnete

---

1) Nach dieser oben beschriebenen Methode beabsichtige ich eine Untersuchung über die Veränderung des Elastizitätsmoduls frischen Holzes bei allmählicher Austrocknung. Die erwähnten Versuche mit zahlreichen anderen betrachte ich nur als Vorversuche. Die Bestimmung derartiger Konstanten ist eben eine Sache, die sich nicht in Kurzem und mit einigen im Augenblicke gemachten Experimenten abthun läßt.

2) S. 166 dieser Arbeit.

Biegungsmoment kann man wohl als das Biegungsmoment der Mitte des untersuchten Stückes betrachten. Da der Querschnitt der einzelnen Stücke elliptisch war, wurde jedes Stück einmal so gebogen, daß es mit der schmalen Seite nach oben lag (die mit *A* bezeichneten Kolumnen), und dann so, daß es mit der breiten Seite nach oben lag (die mit *B* bezeichneten Kolumnen). Man erhält so das größte und das kleinste Biegungsmoment. Findet die Biegung nach einer anderen Richtung statt, so ist das hierbei wirksame, zwischen beiden liegende Biegungsmoment erforderlichenfalls aus ihnen durch Rechnung zu finden. Die einzelnen Stücke sind von unten nach oben numerirt. Neben die beiden Verschiebungen ist das der Berechnung zu Grunde gelegte Mittel gesetzt. Der Abstand l der beiden Schneiden betrug 236,0 mm, die Entfernung d des Maßstabes vom Spiegel war 3134 mm. P ist die in der Mitte wirkende Last.

Nr.	*P*	Verschiebung des Spiegelbildes	
		A	*B*
I	0,520 k	30, 32 } 31 mm	40, 41 } 40,5 mm
II	0,270 -	19, 24 } 21,5 -	22, 23 } 22,5 -
III	0,270 -	23, 23 } 23 -	26, 26 } 26 -
IV	0,220 -	28, 33 } 30,5 -	32, 33 } 32,5 -
V	0,220 -	70, 70 } 70 -	72, 83 } 77,5 -
VI	0,070 -	44, 50 } 47 -	48, 56 } 52 -

Trotz der bedeutenden Verschiebung des Spiegelbildes, als Nr. V mit 220 g belastet wurde, war doch die bleibende Formveränderung hier äußerst gering. Nach der großen elastischen Verschiebung von 83 mm war die bleibende Verschiebung doch nur 0,7 mm.

Hieraus berechnen sich folgende Biegungsmomente:

Nr.	*A*	*B*
I	366 000	280 000
II	274 000	262 000
III	256 000	227 000
IV	157 000	148 000
V	69 000	62 000
VI	32 000	29 000

Gegen Biegungen in der Richtung des größten Durchmessers jedes Querschnitts ist der Widerstand zwar etwas größer als gegen Biegungen in der dazu senkrechten Richtung. Dafür ist aber im letzteren Falle die Biegungsfähigkeit etwas größer. Die Blattscheiden sind in ihren Gefäß-

bündeln reich an verholzten dickwandigen Elementen, dennoch trägt die den Achsentheil des Sprosses umgebende Scheidenmasse nicht so sehr zur Erhöhung der Steifheit bei, als man hiernach bei ihrer in dieser Beziehung so überaus günstigen Lage erwarten sollte. Als nämlich das Stück I nach Entfernung der Blattscheiden in der Lage *B* in gleicher Weise wie vorher mit 520 g belastet wurde, betrug die Verschiebung des Spiegelbildes 71 mm. Daraus ergibt sich das Biegungsmoment 160 000 Kilogramm-Millimeter, während dasselbe Stück ja im intakten Zustande ein Biegungsmoment von 280 000 Kilogramm-Millimeter hat. Es verdankt also seinen Blattscheiden nur 43 Prozent seiner Steifheit. Das absolute Trockengewicht[1]) der Blattscheiden beträgt dagegen 52 Prozent von dem des ganzen Sproßstückes mit seinen Scheiden. Natürlich kann die Vergleichung der Trockengewichte nicht das Verhältniß der in Ache und Scheiden vorhandenen Zellwandquerschnitte mit vollkommener Genauigkeit geben. Das ist ja aber auch nicht nöthig. Annähernd giebt sie es jedenfalls. Würden wir also voraussetzen, die Elemente der Blattscheiden und auch diese selbst seien alle so fest mit einander verbunden, daß die Änderung ihrer gegenseitigen Lage ebenso wie die Veränderung der Querschnittsform des Ganzen bei einer geringen Biegung als nicht vorhanden angesehen werden dürfte, und würden wir somit in der bekannten Weise das Biegungsmoment der Blattscheiden und dasjenige der von ihnen umschlossenen Axe berechnen, dann würde sich ein völlig anderes Verhältniß derselben ergeben. Die beobachteten Thatsachen zeigen, daß die Einrichtungen, durch welche diesen Veränderungen entgegengewirkt wird, dies in ziemlich unvollkommener Weise thun und daß also ganz entsprechend dem, was ich früher hierüber gesagt habe und das SCHWENDENER nicht gelten lassen will[2]), der Widerstand den diese Schäfte biegenden Kräften entgegensetzen, zwar nicht ganz so groß ist, als er bei andrer Anordnung und Verbindungsweise ihrer harten Gewebe sein könnte, daß dafür aber auch größere Biegungen ohne merkliche Verbiegung ertragen werden können. Sie sind gleich den meisten aufrechten Sproßaxen zugleich biegungsfähig und tragfähig und darum selbstverständlich weder das eine noch das andre so sehr, wie sie es bei gegebenem Materialaufwande sein könnten.

Über die Größe der Tragfähigkeit und Biegungsfähigkeit können diese Versuche selbstverständlich keinen Aufschluß geben. Bei Körpern von so großer Biegungsfähigkeit wie der vorliegende ist es, von allem andern abgesehen, doch nicht mehr statthaft, eine Größe der Berechnung zu Grunde zu legen, die unter der ausdrücklichen Voraussetzung bestimmt wurde,

---

1) Getrocknet bei 110 bis 120° C. in einem Trockenofen, bis der Gewichtsverlust unmerklich wurde.

2) Auf SCHWENDENER's Erwiderung (»Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse«. Sitzungsber. der K. Pr. A. d. Wiss. zu Berlin Bd. 46 S. 1045—1070) näher einzugehen habe ich keine Veranlassung.

daß nur äußerst geringe Biegungen eintreten. Übrigens verweise ich auf das, was ich früher über die Grenze der Biegungselastizität gesagt habe[1]).

Eine tabellarische Zusammenstellung der aus den Versuchen berechneten Biegungsmomente ist wenig übersichtlich. Viel besser eignet sich zu diesem Zwecke eine graphische Darstellung, wie man sie erhält, wenn man auf einer horizontalen Linie eine Strecke *O S* abschneidet, die als eine verkleinerte Darstellung der Länge des untersuchten Stammes betrachtet wird. Der Punkt *O* entspricht der Stammbasis, *S* dem Scheitel. Die Pflanzen wurden immer an der Erdoberfläche abgeschnitten und diese Stelle also als Basis betrachtet. Die Punkte *a*, *b*, u. s. w. entsprechen den Mitten der untersuchten Stücke. Die in ihnen errichteten Senkrechten sind den gefundenen Biegungsmomenten proportional. Durch Verbindung ihrer Endpunkte a_1, b_1 u.s.w. erhält man eine Kurve, deren Verlauf uns ein Bild giebt von der Abnahme der Biegungsmomente in den untersuchten Objekten. So wurde in unserer Figur die Abnahme des Biegungsmomentes in zwei möglichst verschiedenen Stämmen von Helianthus tuberosus dargestellt. Die Sproßenden, welche noch im Längenwachsthum begriffen waren, resp. in ihren unteren Theilen dieses eben beendigt hatten, waren, wie ersichtlich, von der Untersuchung ausgeschlossen. Die dicker gezogene Kurve zeigt die Biegungsmomente in einem 3,08 Meter langen Stamme, der an sonnigem Standort in ziemlich feuchter Erde erwachsen war und am 25. September untersucht wurde. Von den 10 Stücken, in die er dann zerschnitten wurde, waren die drei unteren je 30 cm lang, alle andern 25 cm. Die gefundenen Biegungsmomente betrugen in Kilogramm-Millimetern

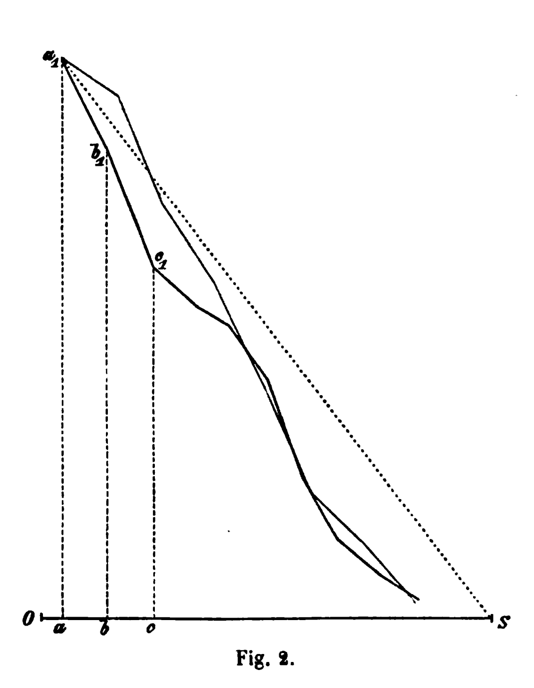


Fig. 2.

für Nr. I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
5820000	4850000	3640000	3230000	3010000	2440000	1410000	766000	453000	193000

Die dünner gezogene Kurve zeigt die Biegungsmomente eines andern

1) S. 168 u. f.

Stammes derselben Art, der auf sehr trockenem Boden erwachsen war. Am 23. September, als er zum Versuch hergerichtet wurde, war seine Länge nur 2,30 Meter. Er wurde in 8 Stücke von je 25 cm Länge zerschnitten. Für diese ergaben sich folgende Biegungsmomente:

No. I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
1680000	1560000	1250000	992000	682000	378000	227000	53000	kg-mm

Nach dem Verhältniß der Länge der einzelnen Stücke zur Länge des ganzen Sprosses wurde dann die Linie OS getheilt, der Punkt, welcher der Mitte von Nr. I entspricht, fiel hierbei fast mit a zusammen. Das ihm entsprechende Biegungsmoment wurde gleich $a a_1$ gesetzt und dem entsprechend die Längen der unteren Ordinaten berechnet. Beide Kurven weichen besonders in dem der oberen Stammhälfte entsprechenden Theile nicht viel von einander ab. Bei derselben Vertheilung und entsprechender Größe der biegenden Kräfte werden also die elastischen Linien beider Körper einander nahezu ähnlich sein.

Die punktirte Gerade $a_1 S$ giebt an, wie die Vertheilung der Biegungsmomente in einem Körper sein müßte, der unter der Wirkung einer in S angreifenden Kraft sich in allen seinen Theilen kreisförmig krümmt.



Fig. 3.

Hier sei noch einmal darauf hingewiesen, daß alle diese Angaben sich aber nur auf sehr kleine Biegungen beziehen, daß sie also z. B. zu einer Untersuchung der Frage, ob die beiden Helianthus-Sprosse Körper gleichen Widerstandes gegen biegende Kräfte von bestimmter Vertheilung seien, in keiner Weise verwendbar sind.

Nebenstehende Curve (Fig. 3) stellt die Biegungsmomente in verschiedenen Höhen eines Sprosses von Urtica dioica dar. Derselbe war 1,42 m hoch und trug zur Zeit, da er untersucht wurde (28. IX), zahlreiche Früchte. Er wurde von unten her in 10 gleich lange Stücke von $12^1/_2$ cm Länge zerschnitten. Die Zeichnung wurde ganz in derselben Weise wie Fig. 2 hergestellt. Die Biegungsmomente waren

für Nr. I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
439000	357000	268000	206000	129000	96500	51400	36200	18800	9190	kg-mm

Die Abnahme der Steifheit von unten nach oben ist hier bedeutend rascher als bei Helianthus tuberosus, während die Vertheilung des Druckes, dem beide Pflanzen im Winde ausgesetzt sind, für die Nessel eher das umgekehrte Verhalten wahrscheinlich gemacht hätte.

Es ist nicht ohne Interesse zu untersuchen, mit welchem Materialaufwande die in den verschiedenen Theilen eines und desselben Stammes vorhandene Steifheit erreicht wird. Auch hier giebt zur annähernden Bestimmung des Materialaufwandes das absolute Trockengewicht[1]) von im frischen Zustande gleich langen Stücken eine genügende Grundlage. Trockengewicht und Steifheit des untersten Stückes (Nr. I) wurden gleich 1 gesetzt. Für die größere von den beiden Sonnenblumen und für die Nessel ergaben sich folgende Zahlen:

Helianthus			Urtica		
Nr.	Materialaufwand	Steifheit	Nr.	Materialaufwand	Steifheit
I	1	1	I	1	1
II	0,857	0,833	II	0,826	0,778
III	0,813	0,625	III	0,721	0,611
IV	0,791	0,556	IV	0,616	0,471
V	0,698	0,517	V	0,527	0,294
VI	0,584	0,419	VI	0,445	0,220
VII	0,522	0,242	VII	0,353	0,124
VIII	0,399	0,132	VIII	0,256	0,083
IX	0,332	0,078	IX	0,200	0,066
X	0,196	0,033	X	0,131	0,021

Die Zahlen der links stehenden Kolumne sind in beiden Fällen größer als die der andern dazu gehörigen. Man hüte sich aber, hieraus voreilige Schlüsse zu ziehen, denn die Biegungsmomente ähnlicher Querschnitte verhalten sich (Seite 160) bei einem homogenen Körper nicht wie die Querschnitte, sondern wie deren Quadrate.

Vergleichbare Zahlen erhält man am besten nach folgender Methode. Man denke sich einen homogenen Körper hergestellt, der überall dieselbe Steifheit hat wie das untersuchte Objekt. In den vorliegenden Fällen ist dies natürlich ein Rotationskörper. Unsere Fig. 4 zeigt die Umrisse der beiden den untersuchten Sonnenblumen äquivalenten Körper. *OS* ist deren Achse, *O* der Fußpunkt, *S* der Scheitelpunkt. Die entsprechenden

1) In einem größeren Ofen trocknen die Stücke natürlich bedeutend rascher. Der von mir benutzte ist ein Würfel aus Kupferblech von 25 cm Kantenlänge. Außen ist er ringsum von einem Mantel aus Eisenblech umgeben, der nur unten fehlt, so daß der Ofen rings von der heißen Luft umströmt wird, die oben in der Mitte durch eine runde Öffnung entweicht. Der Gasverbrauch ist bei dieser Einrichtung äußerst gering, die Temperatur genügend konstant.



Linien in Fig. 2 und Fig. 4 sind gleich dick gezogen. Vergleichen wir jetzt die sich ergebenden Querschnittsgrößen:

Helianthus			Urtica		
Nr.	Objekt	Äquivalenter Körper	Nr.	Objekt	Äquivalenter Körper
I	1	1	I	1	1
II	0,857	0,918	II	0,826	0,882
III	0,818	0,791	III	0,721	0,782
IV	0,791	0,745	IV	0,616	0,686
V	0,698	0,719	V	0,527	0,542
VI	0,584	0,647	VI	0,445	0,469
VII	0,522	0,492	VII	0,353	0,353
VIII	0,399	0,363	VIII	0,256	0,287
IX	0,332	0,279	IX	0,200	0,257
X	0,196	0,178	X	0,131	0,145

Die vier oberen Stücke von Helianthus zeigen eine nicht unbeträchtlich größere Querschnittssumme ihrer Zellhäute als der dazu gehörige homogene Körper von derselben Steifheit, und das wird auch sofort verständlich, wenn wir uns die in ihnen vorhandenen anatomischen Verhältnisse vergegenwärtigen. Es sind ja Theile eines Sprosses, dessen Gipfel noch im Längenwachsthum begriffen, und deren innere Ausbildung noch nicht vollendet ist. Viel einfacher liegen die Verhältnisse bei der untersuchten Nessel. Längenwachsthum und innere Ausbildung sind in allen Theilen des Sprosses vollendet. Entsprechend der relativ mächtigen Entwickelung des Holzkörpers im untersten Stammstück und dessen sehr der Mitte genäherter Lage ist hier die Querschnittssumme der Zellhäute verhältnißmäßig größer als anderswo, und darum finden wir auch, daß alle Stammstücke (ausgenommen Nr. VII) mit kleinerem Materialaufwande konstruirt sind als der äquivalente Körper. Es sind also nur dieselben längst bekannten Thatsachen, die uns hier in anderer Form entgegentreten.

S

0

Fig. 4.

Folgende Druckfehler im ersten Theil dieser Arbeit sind zu korrigiren:

S. 147 Zeile 1 statt $\frac{P}{L}$ ließ $\frac{P}{Q}$.
S. 148 » 7 statt 61,1 lies 64,1.
S. 151 » 11 statt 0,437 lies 0,473.
S. 151 » 21 statt 958,8 0,2 lies 959,8 1,2.
S. 161 » 4 statt 1,5000 lies 28,2743.
S. 161 » 5 und 7 statt 58,12 lies 3,08.
S. 163 » 7 statt 20 lies 60.
S. 163 Colonne 3 der Tabelle statt 4,09 4,64 0,66 4,17 lies 5,09 5,85 0,81 5,17.
S. 163 Zeile 31 statt 1856 lies 1489.
S. 163 » 39 statt $\sin^2 \frac{6\pi}{24}$ lies $\sin^2 \frac{6\pi}{25}$.
S. 165 » 24 statt 2,0 lies 0,2.
S. 171 » 30 statt 0,15 lies $^1/_{15}$.
S. 172 » 16 statt Theile lies Falle.
S. 173 Anm. 2 statt p. 47 lies p. 67.
S. 178 Zeile 2 statt eines lies seines.

XVII.

Quantitative Bestimmung des Chlorophyllfarbstoffes in den Laubblättern.[1])

Von

Dr. Adolf Hansen.

Nachdem es durch die in früheren Publikationen (Arbeiten d. bot. Instit. zu Würzburg Bd. III) angegebene Methode gelungen war, den bis dahin nur in alkoholischer Lösung oder als ölige Tropfen bekannten Chlorophyllfarbstoff zum ersten Mal in fester Form darzustellen, mußte sich sofort der Gedanke aufdrängen, die Methode zur quantitativen Bestimmung des Farbstoffes in den Blättern zu benutzen. Ueber die Menge des Chlorophyllfarbstoffes in den grünen Organen existiren bis jetzt keinerlei Angaben, sondern nur unbestimmte Vermuthungen, und daß die letzteren, insofern sie von einer äußerst minimalen Quantität des Chlorophyllfarbstoffes reden, unrichtig seien, ging schon aus meinen ersten Untersuchungen hervor.

Um der angeregten Frage näher zu treten, habe ich im Sommer 1884 und 1885 Gewichtsbestimmungen der Farbstoffmenge verschiedener Blätter ausgeführt, und obgleich ich dieselben noch fortzusetzen gedenke, erscheint eine vorläufige Publikation einiger Resultate motivirt, da wie bemerkt bis heute keine quantitativen Bestimmungen des Chlorophyllfarbstoffes vorliegen.

Da nach Sachs' Untersuchungen das Resultat der Chlorophyllthätigkeit abhängig ist von der Größe der assimilirenden Blattfläche, so wurde die Farbstoffmenge nicht auf Blattgewichte, sondern auf Blattflächen bezogen.

Untersucht wurden zunächst die Blätter der Sonnenrose, des Kürbis, Tabaks und der Runkelrübe.

Aus den gemessenen, für jede Bestimmung nur einer Pflanze entnommenen Blattstücken wurde, nachdem dieselben kurze Zeit mit Wasser ausgekocht waren, der Chlorophyllfarbstoff mit heißem 96% Alkohol vollständig extrahirt. Nach der Verseifung der alkoholischen Lösung wurde

1) Aus den Sitzungsberichten der Würzburger Phys.-med. Gesellschaft 1885.

der Farbstoff mit alkoholischem Äther aufgenommen und, nach Verdampfung des Lösungsmittels, im Exsiccator getrocknet und gewogen.

Der Kürze halber ist hier das Gemenge von grünem und gelbem Chlorophyllfarbstoff als »Chlorophyllfarbstoff« bezeichnet, da ich vorläufig für diese Bestimmungen auf eine Trennung der beiden Farbstoffe verzichtete. Ich hielt sogar die summarische Bestimmung beider für geboten, da es noch nicht festgestellt ist, ob der immer neben dem grünen Chlorophyllfarbstoff auftretende gelbe für die Assimilation von Bedeutung ist oder nicht. Genaue Bestimmungen der getrennten Farbstoffe bleiben späteren Untersuchungen vorbehalten.

Zur Kontrolle habe ich neben der Bestimmung des isolirten Farbstoffes stets eine voraufgehende Wägung des aus 1 qm Blattfläche mit Alkohol extrahirten unreinen Farbstoffes vorgenommen. Ein Vergleich der in beiden Fällen erhaltenen Farbstoffquantitäten ergiebt am besten, daß durch die Verseifung das Farbstoffgemenge von maßgebenden Quantitäten von Fett und Verunreinigungen, welche der Alkohol aus den Blättern mit aufnimmt, getrennt wird. Der Aschengehalt ist bei den folgenden Zahlen überall abgezogen.

Gewichtsbestimmungen.

I. Sonnenrose (10. Aug. 1884).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 7,056 g (aschenfrei).
Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 5,076 g (aschenfrei).

II. Kürbis (22. Aug. 1884).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 8,830 g.
Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 5,720 g.

III. Kürbis (24. Aug. 1884).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 8,340 g.
Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 5,550 g.

IV. Runkelrübe (25. Aug. 1884).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 8,244 g.
Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 5,936 g.

V. Tabak (17. Juli 1885).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 4,310 g.
Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 3,965 g.

VI. Sonnenrose (19. Juli 1885).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 5,985 g.
Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 3,909 g.

VII. Sonnenrose (24. Juli 1885).

Unreiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 7,725 g.

Reiner Chlorophyllfarbstoff in 1 qm Blattfläche = 5,940 g.

Wie zu erwarten, sind die Mengen des Farbstoffes in verschiedenen Spezies und in verschiedenen Exemplaren derselben Art ungleich. Dieses Resultat entspricht den Beobachtungen über den verschiedenen Chlorophyllgehalt und die spezifische Assimilationsenergie verschiedener Pflanzen. Im Mittel beträgt der Farbstoffgehalt von 1 qm Blattfläche = 5,142 g.

Nach den Untersuchungen von SACHS (Arbeiten a. d. botan. Institut zu Würzburg Bd. III) bildet 1 qm Blattfläche von Helianthus und Cucurbita bei gutem Wetter rund:

1,6 g Stärke pro Stunde,

also in 15 Stunden (mittlere Tageslänge von Mitte Juni bis Mitte August) mit Addition von 1 g Stärke für Athmungsverlust

(15 . 1,6 g) + 1 = 25 g Stärke.

Da die Stärkebildung vom Vorhandensein des Chlorophyllfarbstoffes abhängig ist, so kann man nach den oben mitgetheilten Bestimmungen den weiteren Satz aufstellen:

Bei der Bildung von 25 g Stärke sind 5,0 g Chlorophyllfarbstoff oder bei der Bildung von 1,0 g Stärke 0,2 g Chlorophyllfarbstoff thätig.

In welcher Weise die Mitwirkung des Chlorophyllfarbstoffes bei der Assimilation sich äußert, ist völlig unbekannt. Im Hinblick darauf scheinen mir aber die quantitativen Bestimmungen besonders wichtig zu sein, da die Kenntniß der Farbstoffmenge doch eine unumgängliche Grundlage für die Bildung einer Vorstellung über dessen Funktion abgeben dürfte. Jedenfalls ist man erst an der Hand dieser quantitativen Ergebnisse in die Lage versetzt, verschiedene Möglichkeiten abzuwägen. So macht es z. B. das Verhältniß von 0,2 g Chlorophyllfarbstoff zu 1,0 g gebildeter Stärke sehr unwahrscheinlich, daß der Farbstoff selbst zur Stärkebildung verbraucht werde.[1]) Bestimmter wird sich diese Frage durch weitere quantitative Untersuchungen beantworten lassen, welche feststellen sollen, ob im Laufe des Tages mit dem Fortschritt der Stärkebildung die Farbstoffmenge in den Blättern abnimmt. Nach einigen, im nächsten Sommer zu vervollständigenden Versuchen scheint eine solche Abnahme nicht stattzufinden.

Ich halte es nicht für unberechtigt, eine Ansicht über die Bedeutung des Chlorophyllfarbstoffes für die Assimilation, welche sich mir immer wieder aufgedrängt hat, hier anzuschließen, weil es möglich sein wird, dieselbe experimentell zu prüfen.

---

1) Es ist übrigens auf diesen Punkt schon früher an anderer Stelle hingewiesen worden. (Arb. a.d. Botan. Institut zu Würzburg, Bd. II p. 604.)

Nach SACHS' Berechnungen bildet 1 qm Blattfläche in einem Tage 25 g Stärke, wozu 40,7 g Kohlensäure erforderlich sind. Dieselben sind in ca. 50 Kubikmetern Luft enthalten. Bezüglich der Aufnahme dieser bedeutenden Kohlensäuremenge in die chlorophyllhaltigen Zellen nimmt man allgemein an, daß dieselbe aus der in den Intercellularen cirkulirenden kohlensäurehaltigen Luft nach den Gesetzen der Diffusion und Absorption der Gase stattfinde. Da mit steigender Temperatur die Fähigkeit der Flüssigkeiten Gase zu absorbiren abnimmt, so müßte auch in die chlorophyllhaltigen Zellen mit der Erhöhung der Temperatur weniger Kohlensäure aufgenommen werden, während doch thatsächlich die Assimilationsenergie mit der Temperatur bis zum Optimum steigt. Es scheint also die Aufnahme der Kohlensäure in das Assimilationsparenchym von Temperatur und mit Berücksichtigung von BOUSSINGAULT's Beobachtungen über Steigerung der Assimilation in einer Atmosphäre reiner Kohlensäure durch Verminderung der Dichte, auch vom Druck unabhängig zu sein.

Meine Ansicht geht deshalb dahin, daß der Chlorophyllfarbstoff in aktiver Weise die Kohlensäure der Luft anzieht und mit derselben ähnlich wie der Blutfarbstoff mit dem Sauerstoff eine lose Verbindung eingeht, um sie zum Zweck der Stärkebildung an die assimilirenden Chlorophyllkörner abzugeben. Mit andern Worten, daß der Chlorophyllfarbstoff als Überträger der Kohlensäure auf das assimilirende Plasma der Chlorophyllkörner funktionire.

Würzburg, 1. September 1885.

XVIII.

Weitere Untersuchungen über den grünen und gelben Chlorophyllfarbstoff[1]).

Von

Dr. Adolf Hansen.

In meiner ersten Publikation über diesen Gegenstand (Arbeiten a. d. botan. Institut zu Würzburg Bd. III Heft 1 und 2) habe ich eine Methode mitgetheilt, die beiden Farbstoffe aus grünen Pflanzentheilen getrennt darzustellen. Die Fortsetzung dieser Untersuchung wurde da wieder aufgenommen, wo ich dieselbe seinerzeit abbrechen mußte. Es handelte sich zunächst darum zu entscheiden, ob durch die Verseifungsmethode der reine Farbstoff gewonnen werde, oder ob derselbe auf diesem Wege nur als Natriumverbindung zu erhalten sei. Diese Frage kann natürlich nur durch eine wirkliche Untersuchung gelöst werden. Ich habe dieselbe in folgender Weise in Angriff genommen. Wenn das von mir dargestellte Chlorophyllgrün eine Natriumverbindung des Farbstoffes war, so mußte sich der reine Farbstoff durch eine stärkere Säure abscheiden lassen, was thatsächlich gelungen ist. Wenn man das nach der angegebenen Methode dargestellte, vom gelben Farbstoff freie Chlorophyllgrün in Wasser löst, die Lösung mit Äther überschichtet und nach Hinzufügen einer verdünnten Säurelösung (z. B. Weinsäure) schüttelt, so geht der freie Farbstoff in den Äther über. Daß dies thatsächlich der in Freiheit gesetzte Farbstoff ist, geht aus dem umgekehrten Experiment hervor. Schüttelt man die erhaltene ätherische Farbstofflösung mit einer verdünnten wässerigen Lösung eines Alkalis, so geht der Farbstoff sofort mit demselben die in Wasser lösliche Verbindung wieder ein und der Äther wird farblos. Dieses Ergebniß liefert den besten Beweis, daß der in meiner ersten Untersuchung eingeschlagene Weg ein durchaus konsequenter ist, der eben nur bis zu Ende verfolgt werden muß.

Für die Abscheidung des reinen Farbstoffes durch eine Säure aus dem

1) Aus den Sitzungsberichten der Würzburger Phys.-med. Ges. 1886. XV. Sitzung vom 31. Juli 1886.

Chlorophyllgrün war folgende Überlegung zu machen. So unempfindlich der Farbstoff unter gewöhnlichen Bedingungen in alkoholischer Lösung gegen Alkalien ist, so empfindlich ist er, wie von G. Kraus und Anderen früher festgestellt wurde, gegen Säuren. Sie führen den Farbstoff in eine braune, noch ungenügend untersuchte Substanz über. Über die Säurewirkungen liegen nur allgemeine Bemerkungen vor, weshalb ich die wichtigsten Säuren bezüglich ihrer Einwirkung auf einen gewöhnlichen alkoholischen Blätterauszug zu meiner Orientirung durchprüfte. Salzsäure und Schwefelsäure zersetzen wie bekannt den Farbstoff leicht, doch ist als neue Beobachtung hinzuzufügen, daß das durch Eindampfen aus dem alkoholischen Blätterauszuge gewonnene grüne, halbfeste Extrakt sich in konzentrirter Schwefelsäure mit schön grüner Farbe auflöst; erst beim Zusatz von Wasser tritt die Braunfärbung ein. Auch gegen Oxalsäure, Weinsäure und Äpfelsäure zeigt sich die Chlorophylllösung sehr empfindlich, weniger schon gegen verdünnte Essigsäure, und Borsäure rief erst nach tagelanger Einwirkung eine Veränderung hervor. Ich wählte daher zunächst diese Säure, um den grünen Chlorophyllfarbstoff aus dem Chlorophyllgrün abzuscheiden, und thatsächlich zeigte sich diese schwache Säure im Stande, den Farbstoff in Freiheit zu setzen. Der grüne Chlorophyllfarbstoff ist also eine Substanz von sehr schwach saurem Charakter, welche auch durch Kohlensäure aus ihrer Natriumverbindung frei gemacht wird. Die Abscheidung des freien Farbstoffes durch Borsäure geschieht in der Weise, daß das Chlorophyllgrün in Wasser gelöst, mit viel Äther überschichtet und die konzentrirte Borsäurelösung zugefügt wird. Beim Schütteln nimmt der Äther den grünen Farbstoff auf und man erhält eine überraschend schöne smaragdgrüne Lösung, welche ganz auffallend starke, blutrothe Fluorescenz besitzt. Selbst in diffusem Tageslicht ist dieselbe sehr stark und auch ganz verdünnte Lösungen fluoresciren noch glänzend, während die Fluorescenz eines gewöhnlichen Blätterauszuges bei gleicher Verdünnung nicht mehr wahrzunehmen ist. Durch Abdestilliren des Äthers kann der Farbstoff aus der Lösung gewonnen werden, doch wird es die Hauptaufgabe für seine Darstellung sein, ihn von jeder Verunreinigung durch die zur Abscheidung benutzten Säuren zu befreien, da er bei Gegenwart kleiner Mengen einer derartigen Verunreinigung sich bei längerem Aufbewahren verändert. Ich werde in der weiteren Verfolgung dieser Untersuchungen noch einige andere Säuren zur Abscheidung des reinen Farbstoffes aus seiner Natriumverbindung benutzen und über die Resultate später berichten. Der freie Farbstoff enthält Eisen, was in meinen ersten Untersuchungen noch zweifelhaft geblieben war. Auf den Eisengehalt des Farbstoffs mußte zwar schon aus der durch Gris, Salm-Horstmar und gründlich durch Sachs bewiesenen Nothwendigkeit der Eisenzufuhr für das Ergrünen von Pflanzenorganen geschlossen werden.

Spektroskopische Tafeln und andere Angaben über den grünen Farb-

stoff können erst später veröffentlicht werden. Leider wird auch ein Autor, welcher lieber abgeschlossene Arbeiten veröffentlicht, durch die Zustände in der Literatur gezwungen, Unfertiges zu publiziren.

Den gelben Chlorophyllfarbstoff, welchen ich zuerst aus der Petrolätherlösung in Nadeln krystallisirt erhielt, habe ich durch mehrfache Reinigung in rhombischen Einzelkrystallen und Aggregaten erhalten. Diese haben eine orangerothe Farbe, während die dünneren Nadeln gelb aussehen. Es erklären sich dadurch die Angaben mehrerer Autoren. z. B. BORODIN's u. A., daß in den Blättern auch ein rother Farbstoff neben dem gelben und grünen vorkomme; es sind sogar mehrfach solche dunkelorangerothe Massen als Zellinhalt abgebildet worden, ohne daß die Autoren erkannten, daß es sich nur um dichte Massen gelben Chlorophyllfarbstoffes handelt. Thatsächlich ist dies der Fall und die orangerothen Rhomben des Chlorophyllgelbs lösen sich in allen Lösungsmitteln wieder mit gelber Farbe. Das Chlorophyllgelb verhält sich hierin ähnlich wie z. B. das Kaliumbichromat, dessen orangerothe Krystalle eine gelbe Lösung geben, wenn dieselbe verdünnt ist. Die verschiedene Farbe dickerer und feiner Krystalle des Chlorophyllgelbs bestätigt meine frühere Angabe, daß auch Chromatophoren durch dichtere oder weniger dichte Einlagerung des Farbstoffes in den Farbstoffträger gelb oder orange aussehen können. (Vgl. HANSEN, Die Farbstoffe der Blüthen und Früchte.) In sehr feiner Vertheilung z. B. in Wassertropfen kann sogar das Chlorophyllgelb dem Auge den Eindruck eines rosarothen Farbstoffes machen und ich vermuthe, daß sich so mehrere Abbildungen von Zellen mit gelben und rosarothen Chromatophoren neben einander erklären. Die rhombischen Krystalle des Chlorophyllgelbs, welche ich erhielt, sehen denen des Carotins so ähnlich, daß ich die Behauptung von A. ARNAUD (Comptes rendus 17. Mai 1886) für berechtigt halte, welcher das Carotin für identisch mit dem gelben Chlorophyllfarbstoff erklärt. Freilich scheint mir seine weitere Angabe, das Carotin sei ein Kohlenwasserstoff, doch noch einer ernsten Nachprüfung zu bedürfen. Auch über den gelben Chlorophyllfarbstoff werde ich die Untersuchungen fortsetzen.

Herrn Prof. FISCHER, welcher mir gestattete, im chemischen Laboratorium diese Untersuchungen auszuführen, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

Würzburg, 28. Juli 1886.

XIX.

Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen.

Von

Julius Sachs.

Der Zweck der vorliegenden Abhandlung ist ein rein praktischer; es kommt mir darauf an, auf Grund mehrjähriger Erfahrungen zu zeigen, wie man eine der häufigsten und verderblichsten Pflanzenkrankheiten, die Chlorose, die ganz vorwiegend in gut gehaltenen Gärten auftritt, mit geringen Kosten und unbedeutendem Zeitaufwand beseitigen kann. Werthvolle, oft lange Jahre in den Gewächshäusern gepflegte Topf- und Kübelpflanzen verfallen plötzlich der Chlorose und endigen ihr kostspieliges Dasein auf dem Composthaufen; noch häufiger werden die Freilandpflanzen davon befallen, besonders wenn der Boden sehr humusreich und der Sommer sehr feucht ist, wie gerade in diesem Jahre (1888). Besonders peinlich ist es, wenn Sträucher und Bäume, auch perennirende Stauden, die man 10—15 Jahre lang, oft unter schwierigen Verhältnissen gepflegt hat, anfangen sehr hellgrüne, im nächsten Sommer weiße Blätter zu erzeugen, und wenn man dann zusehen muß, wie die anfangs nur an einzelnen Ästen aufgetretene Krankheit sich mehr und mehr in der Laubkrone ausbreitet, bis nach 4—5 Jahren kein grünes Blatt mehr zu sehen ist; dabei wird der Strauch oder Baum von Jahr zu Jahr schwächer, bis er endlich gar nicht mehr austreibt und nur noch als Brennholz zu verwerthen ist. Während dieses langjährigen Siechthums verunstalten solche Pflanzen den Garten in ihrer Umgebung; ihre endliche Entfernung hinterläßt eine unliebsame Lücke, und wenn es sich um Fruchtbäume oder sonst rentable Kulturen handelt, so kommt auch der Geldschaden noch in Betracht.

Ich glaube daher, dass die sehr einfache Methode, welche ich zur Beseitigung der Chlorose anwende, manchen Pflanzenzüchtern willkommen sein wird. Auch für die wissenschaftliche Forschung auf dem Gebiete der Pflanzenernährung ist die praktische Beschäftigung mit der Chlorose von Bedeutung; denn man stößt hierbei auf Probleme, die erst durch weitere und langwierige Forschung zu lösen sein werden.

Wären diese Zeilen für Pflanzenphysiologen bestimmt, so könnte ich nun ohne Umstände auf die Mittheilung meiner Erfahrungen übergehen. Praktischen Pflanzenzüchtern aber möchte ich vorerst sagen, was wir bisher über die Ursache der Chlorose und ihre Heilbarkeit durch Eisensalze wissen[1]; ich beschränke mich dabei, dem Zweck entsprechend, auf das, was zum Verständniß der mitzutheilenden Erfahrungen nöthig ist.

Seit alter Zeit ist die Thatsache bekannt, daß unter Umständen (aber bei kräftiger Beleuchtung) die sich entfaltenden Blätter eines Zweiges, statt grün zu werden, völlig weiß erscheinen, rein weiß, wie weißes Papier, oder auch mit einem Schimmer in's Grüne, der dann längs der Rippen und Nerven der Blätter dunkler ist; in manchen Fällen können diese chlorotischen Blätter auch einen gelblichen Ton haben, was von besonderen Stoffen herrührt, die nicht näher bekannt sind (z. B. Aristolochia tomentosa). Die typische Form der Chlorose ist aber die rein weiße Färbung der entfalteten Blätter, die sonst ihre normale Gestalt haben, auch meist die normale Größe, nicht selten aber auch etwas kleiner sind als die gesunden grünen Blätter. — Sehr gewöhnlich sind an langen Sproßachsen die ersten 5—10 oder mehr Blätter grün, die folgenden hellgrün, die späteren aber völlig weiß. An älteren Bäumen (z. B. Roßkastanien) kommt es vor, daß mitten in der mächtigen und normal grünen Laubkrone ein einzelner Ast allein schneeweiße Blätter trägt; bei jüngeren Bäumen und kleineren Sträuchern erscheinen mit Eintritt der Krankheit gewöhnlich alle Blätter hellgrün oder rein weiß. Auch kommt es vor, daß an einem alten Baume (z. B. Birken, Ahorn u. s. w.), dessen Krone nur gesunde grüne Blätter trägt, einzelne Triebe aus der Stammbasis herauswachsen, die nur weiße Blätter tragen.

Daß diese Krankheit, die Chlorose, in der gänzlichen oder theilweisen Nichtausbildung des allgemeinen grünen Pflanzenfarbstoffes, des Chlorophyllgrünes besteht, leuchtet ohne weiteres ein; die mikroskopische Untersuchung zeigt aber auch, daß die kleinen, aus eiweißartigem Stoff bestehenden, weichen Körnchen, die im normalen Blatt den grünen Farbstoff in sich enthalten, in den chlorotischen Blättern nicht vorhanden oder mangelhaft ausgebildet sind. Trotz dieser fehlerhaften Organisation können die chlorotischen Blätter nicht nur, wie schon gesagt, bis zu oft normaler Größe heranwachsen, sondern auch nicht selten den ganzen Sommer über saftig bleiben; zuweilen aber werden sie nach einigen Wochen mißfarbig und sterben ab.

Für die therapeutische Behandlung der Chlorose ist es nun sehr wichtig, das Auftreten derselben so zeitig als möglich zu erkennen, was keineswegs so leicht ist, wie man glauben könnte. Wenn die Krankheit in entschie-

---

1) Das bis zum Jahre 1865 darüber Bekannte findet man in meinem »Handbuch der Experimentalphysiologie« Leipzig 1865 p. 142 gesammelt; eine kurze neuere Darstellung in meinem Werk: »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« 2. Aufl. 1887 p. 267.



denster Energie auftritt, so sind allerdings schon die jüngsten Blätter, noch wenn sie sehr klein und in der Knospenlage gefaltet sind, weiß, und wenn man dies rechtzeitig wahrnimmt und die Eisendüngung sofort vornimmt, so werden diese Blätter in auffallend kurzer Zeit grün und erscheinen dann, völlig entfaltet, durchaus normal. Aber sehr häufig, zumal bei Sträuchern und Bäumen, bemerkt man im Frühjahr bei dem Austreiben der Laubknospen nichts Abnormes; die noch gefalteten kleinen, jungen Blätter sind grün. Bei weiterem Wachsthum aber, wenn sie sich nun flach ausbreiten und ihre Fläche beträchtlich größer wird, stellt es sich heraus, daß nur die vorspringenden Blattrippen und oft auch die dünnen Fäden der Blattnervatur grün sind, daß dagegen die dünne Blattlamelle selbst, welche zwischen den Rippen und Nerven ausgespannt ist, um so weißer erscheint, je mehr sie an Fläche gewinnt (z. B. Bocconia cordata, Castanea vesca u. a.). Zuletzt sind diese Blätter groß und anscheinend ganz weiß, erst genauere Besichtigung zeigt nun, daß die chlorotischen Blätter noch grüne oder grünliche Rippen und Nerven haben. Bemerkt man nun die Krankheit erst in diesem Stadium, wo die Blätter oft eine sehr beträchtliche Größe erreicht haben (z. B. Magnolia tripetala), so kommt man mit der Eisendüngung für das laufende Jahr meist schon zu spät und muß die Wirkung im nächsten Frühjahr abwarten, wenn man nicht etwa das Eisensalz in sehr verdünnter Lösung auf die Blätter selbst aufpinselt, was aber nur für wissenschaftliche Zwecke lohnt, denn einen chlorotischen Baum würde man auf diese Art nicht zum Ergrünen bringen, ohne große Mühe und Zeit zu verwenden.

Für die gärtnerische Praxis ist diese Erfahrung besonders wichtig; denn wer dieses Verhalten nicht kennt, und die unten zu beschreibende Eisendüngung im Sommer anwendet, ohne einen günstigen Erfolg wahrzunehmen, kann leicht zu dem Fehlschluß verleitet werden, das Verfahren tauge überhaupt nichts.

Für die praktische Verwerthung der Eisendüngung beachte man also vor allem, daß ein Ergrünen der chlorotischen Blätter nach wenigen Tagen nur dann zu erwarten ist, wenn dieselben noch nicht oder soeben erst ausgewachsen sind. Zuweilen können auch solche Blätter noch im Sommer ergrünen, die schon mehrere Tage chlorotisch und völlig ausgewachsen waren, meist aber geschieht dies nicht und die Wirkung der Eisendüngung macht sich in demselben Sommer erst an den noch nachwachsenden Blättern geltend, so daß man an dem Gipfel eines derartigen Sprosses (z. B. Bocconia cordata) jüngere, dunkelgrüne Blätter erhält, während die älteren, am unteren Theil derselben Sproßachse befindlichen noch wie vorher chlorotisch sind.

Man lasse sich daher durch einen scheinbaren Mißerfolg nicht abschrecken und warte, wenn man in solchem Fall die Eisendüngung angestellt hat, das Austreiben der Sprosse im nächsten Frühjahr ab.

Es ist vielleicht gut, darauf hinzuweisen, daß die Nichtausbildung des grünen Farbstoffs auch auf anderen Ursachen, als bei der Chlorose, beruhen kann. Die als Etiolement (Vergeilen) bekannte Krankheit beruht auf Lichtmangel[1]; die im finsteren Raum erwachsenen Laubblätter sind aber nicht weiß, sondern gelb und werden, wenn sie nicht schon verdorben sind, durch Einwirkung auch schwachen Lichtes grün, ohne daß Eisendüngung nöthig wäre. — Im zeitigen Frühjahr oder noch öfter in der ersten Hälfte des Juni (in Deutschland), wo regelmäßig ein namhafter Rückgang der Temperatur eintritt, entstehen bei sehr vielen in wärmeren Gegenden heimischen Pflanzen neue Blätter, die, ähnlich den etiolirten, zwar wachsen, aber gelb (nicht weiß) bleiben; diese Abnormität tritt bei vollem Tageslicht ein (in Gegensatz zum Etiolement) und beruht auf einer zu geringen Temperatur; derartige Blätter werden durch Aufenthalt in einem warmen Raum oder, wenn später wärmeres Wetter eintritt, grün (so z. B. bei Bohnen, Gurken, Getreidepflanzen, zumal Mais, ganz besonders auch bei geringer Junitemperatur bei Mimosa pudica).[2]

Indessen bedarf es nur dieses kurzen Hinweises, um die etiolirten und die durch zu niedere Temperatur nicht ergrünten Blätter von den chlorotischen zu unterscheiden; sie sind eben nicht weiß wie diese, sondern gelb und werden auch nicht durch Eisendüngung grün.

Die schädliche, selbst tödtliche Wirkung der Chlorose ist durchaus begreiflich. Zu den am sichersten festgestellten Thatsachen des Pflanzenlebens ist es zu rechnen, daß es die chlorophyllhaltigen Zellen der grünen Pflanzentheile sind, in denen die Kohlensäure der Luft zersetzt wird, wobei aus dem Kohlenstoff derselben unter Verbindung mit den Elementen des Wassers zunächst Stärke oder ein ihr gleichwerthiger Stoff (Zucker) entsteht. Aus diesem ersten Assimilationsprodukt entstehen nach und nach alle übrigen organischen Stoffe, aus denen der Pflanzenkörper sich aufbaut; oder, könnten wir auch sagen, jedes Atom Kohlenstoff, welches in der Pflanze in irgend einer chemischen Verbindung enthalten ist, war ursprünglich in der Kohlensäure der Luft enthalten und ist durch die, vom Licht angeregte, Thätigkeit des Chlorophylls in den Stoffwechsel der Pflanze eingeführt worden. Die Wichtigkeit dieser Thatsache leuchtet auch dem mit der wissenschaftlichen Pflanzenphysiologie nicht Vertrauten leicht ein, wenn man weiß, daß alle Pflanzenstoffe Kohlenstoff enthalten und daß nahezu die Hälfte der ganzen Trockensubstanz jeder Pflanze aus Kohlenstoff besteht.

Die gesammte Stoffbildung der Pflanze hängt also von der Thätigkeit

---

1) Ausführlicheres darüber in meinen »Vorlesungen über Pfl.-Physiol.« Leipzig 1887. 2. Aufl. p. 537.

2) Eine ausführliche Untersuchung über dieses Thema habe ich in der Zeitschrift »Flora« Regensburg 1864 p. 497 ff. veröffentlicht.

des Chlorophylls ab; fehlt dieses, wie bei den chlorotischen Pflanzen, so ist auch die Neubildung organischer Pflanzenstoffe unmöglich; ist es in zu geringer Quantität vorhanden, wie bei den halbchlorotischen Pflanzen, so ist die Assimilation nicht hinreichend, die zu einem kräftigen Wachsthum nöthigen Pflanzenstoffe zu liefern; und eher oder später wird auch in diesem Falle der Tod eintreten, weil ein großer Theil der Pflanzensubstanz durch Bildung von Holz, Kork, Harz, ätherischen Ölen, Gummi u. s. w. dem Lebensprozeß entzogen und die noch lebensfähige Masse durch Athmung langsam zerstört wird. Die chlorotischen Pflanzen leben nur so lange, als der früher, vor dem Eintritt der Chlorose, angesammelte Vorrath von Stoffen hinreicht, das Leben und besonders das Wachsthum zu unterhalten. Eine chlorotische Pflanze verhungert, und zwar um so rascher je vollständiger die Chlorose ist, d. h. je vollständiger der Mangel an Chlorophyll, je reiner weiß die Blätter sind.

Die Ursache der Chlorose wurde vor 39 Jahren zuerst durch ihre Heilung entdeckt; ein französischer Chemiker Gris fand 1849, daß chlorotische Pflanzen ergrünen, wenn man sie mit Eisenlösungen begießt, und ich zeigte 1860, daß, wenn man Pflanzen mit wäßrigen Nährstofflösungen ernährt, aber das Eisen ausschließt, Chlorose eintritt, die man durch Eisenzuführung wieder beseitigen kann, daß also diese Krankheit willkürlich hervorgerufen und geheilt werden kann.

In die Zellen der Laubblätter muß also Eisen eindringen, wenn sich das Chlorophyll ausbilden soll. Das ist nun schon 3—4 Jahrzehnte bekannt; ich habe aber nicht erfahren, daß diese wissenschaftlich festgestellte Thatsache auch in der Pflanzenkultur praktisch verwerthet worden wäre; die Landwirthe und Gärtner halten sie sogar für ein Kuriosum, mit dem sich die Pflanzenphysiologen abfinden mögen, welches aber praktisch nicht weiter in Betracht komme. Bis zu einem gewissen Punkte haben sie auch Recht; denn von der Feststellung der genannten Thatsache im Laboratorium an einzelnen Versuchspflanzen bis zu ihrer Verwerthung im praktischen Leben liegt noch ein weiter Weg, wie das Folgende zeigen wird; es ist sehr leicht, einer einzelnen kleinen chlorotischen Pflanze das Eisen so zuzuführen, daß ihre Blätter ergrünen und also funktionsfähig werden, es ist aber oft schwierig, ja kaum möglich, wenn es sich um große Bäume oder um kräftige Sträucher handelt. Eine kleine, in wäßrigen Nährstofflösungen kultivirte und künstlich chlorotisch gemachte Pflanze wird in 2—3 Tagen grün, wenn man dem ihre Wurzeln umspülenden Wasser einige Milligramm Eisensalz zusetzt, sie verdirbt aber, wenn man ihr etwas zu viel Eisen giebt. Die Sorge, daß durch einen zu reichlichen Eisenzusatz die chlorotische Pflanze getödtet werden könne, veranlaßte auch mich vor langen Jahren, nur sehr verdünnte Lösungen zur Eisendüngung zu verwenden, und der Erfolg war dann ein negativer, obgleich dieselbe Eisenlösung, direkt auf die Blätter aufgetragen, diese zum Ergrünen brachte.

Ähnliche Erfahrungen mögen auch wohl manchen Andern irre geführt haben. Dazu kommt noch, daß man Bäume, Sträucher, Stauden chlorotisch werden sieht, wenn ihre Wurzeln in einem Boden wachsen, der sogar reichliche Mengen von Eisen enthält, und daß von zwei gleichartigen Pflanzen, die neben einander in derselben Erde wachsen, die eine gesund, die andere chlorotisch sein kann.

Dies Alles zeigt, daß die von GRIS und mir gemachte Entdeckung, daß Chlorose auf Eisenmangel beruht, doch nicht so ohne weiteres praktisch verwerthbar ist; vielmehr bedarf es vielfältiger Erfahrungen an in Erde wachsenden Pflanzen im Gewächshaus oder im freien Land, um ein praktisch verwerthbares Urtheil zu gewinnen. Was ich in dieser Richtung bis jetzt zur Klärung der Sache erfahren habe, ist allerdings noch vielfach lückenhaft, aber es ist wenigstens brauchbar und mag hier kurz zusammengefaßt sein.

Es dürfte wohl nur äußerst selten vorkommen, daß die in dem Erdraum, den die Wurzeln durchwachsen, enthaltene Eisenmenge so gering wäre, daß sie zur Chlorophyllbildung der betreffenden Pflanze nicht hinreicht; denn einerseits zeigen alle Bodenanalysen mehr, gewöhnlich viele hundertmal mehr davon, als nöthig wäre, und andererseits wachsen gewöhnlich die Wurzeln verschiedener Pflanzen so dicht neben einander, daß im Falle eines wirklichen Eisenmangels im Boden alle darin eingewurzelten Pflanzen chlorotisch sein müßten, was ich noch nie beobachtet habe; vielmehr sind es immer nur einzelne Exemplare, während die anderen Chlorophyll bilden. In solchen Fällen, und diese sind bei in dichten Rasen wachsenden Pflanzen (z. B. bei Convolvulus arvensis) die gewöhnlichen, bleibt wohl keine andere Annahme übrig, als die, daß die Ursache der Chlorose in irgend einer Funktionsstörung der betreffenden Pflanze selbst liegt, einer Störung, die sie verhindert, das thatsächlich vorhandene und für gesunde Wurzeln aufnehmbare Eisen für sich zu benutzen. Es ist hierbei aber wohl zu beachten, daß eine geeignete Eisendüngung die Chlorose dennoch beseitigt; es liegt also nicht eine absolute Unfähigkeit der Wurzeln, Eisen aufzunehmen, vor, sondern nur das in der Erde irgendwie gebundene Eisensalz ist der kranken Pflanze versagt. Könnte man nun in solchen Fällen zunächst an eine funktionelle Störung der Saugwurzeln oder speziell der von ihnen erzeugten Wurzelhaare denken (eine Frage, die ich hier nicht entscheiden kann), so zeigen dagegen manche Vorkommnisse, daß die Störung auch in den saftleitenden Organen des Stammes oder einzelner Äste eines Baumes zu suchen sein dürfte. Ich habe hier speziell einen vor vielen Jahren beobachteten sehr großen Roßkastanienbaum als Beispiel anzuführen, wo mitten unter den anderen Ästen mit normalen Blättern nur ein einziger, etwa 20 cm dicker Ast rein weiße chlorotische Blätter trug, deren Zahl wohl 2000 übersteigen durfte. Weniger auffallende Beispiele sind aber auch sonst nicht allzu selten. Doch müßte man vielleicht hier solche Bäume

und Sträucher ausschließen, bei denen ein oder einige Äste auf einer Seite des Stammes allein chlorotisch sind oder nach und nach im Lauf mehrerer Jahre es werden, weil die Wurzeln auf dieser Seite kein Eisen aufnehmen; denn durch die von mir schon früher (»Vorlesungen über Pfl.-Phys. 1887 p. 267«) beschriebenen Versuche, wo die Eisenlösung durch einen Trichter in das Holz des Stammes chlorotischer Robinien (Kugelakazien) eintrat und dann nur die senkrecht über diesem befindlichen Zweige ihre Blätter ergrünen ließen, ist bewiesen, daß der aufsteigende Saftstrom in bestimmten Bahnen sich bewegt und nicht ohne weiteres sich im leitenden Holz allseitig ausbreitet. Man wird also, wenn Äste eines Baumes nur auf einer Seite des Stammes chlorotische Blätter tragen, annehmen dürfen, daß die Wurzeln dieser Seite kein Eisen zuführen; aber auch die andere Annahme ist nicht ausgeschlossen, daß an irgend einer Stelle das den Saftstrom leitende Holz eine funktionelle Störung erlitten habe.

Muß ich es nun einstweilen dahingestellt sein lassen, worin diese Störungen bestehen mögen, welche vielleicht die Wurzeln hindern, das faktisch im Boden befindliche Eisen aufzunehmen oder das vielleicht aufgenommene Eisen an seinem weiteren Transport durch das Holz des Stammes oder einzelner Äste zu verhindern, so kann ich dagegen eine bestimmte Ursache anführen, welche in gewissen Fällen die Chlorose an sonst gesunden Holzpflanzen hervorruft[1]); diese Ursache besteht in einem allzuraschen Wachsthum; blattreiche Sprosse können so rasch sich verlängern und so rasch hinter einander zahlreiche Blätter bilden, daß die Aufnahme und der Transport des zur Chlorophyllbildung nöthigen Eisens in der gegebenen Zeit nicht hinreicht, um dem Bedürfniß zu genügen. Zu dieser Folgerung gelangte ich vor mehreren Jahren, als ich im Laufe zweier Winter an zahlreichen etwa 8—10jährigen Bäumen und Sträuchern eine sehr ausgiebige Lichtung der Kronen vornehmen ließ; es wurden große Äste oder zahlreiche kleinere Zweige abgenommen, um den Holzpflanzen eine passendere Form zu geben. Die Folge war, daß nun im folgenden Frühjahr die übrig gelassenen Äste mit überraschender Gewalt austrieben, in wenigen Wochen entstanden aus unscheinbaren Winterknospen Sprosse von 2 oder 3 Meter Länge. Die ersten Blätter dieser Sprosse (z. B. von Robinia pseudacacia, Spiraea opulifolia, Castanea vesca, Quercus cerris und Q. robur u. v. a.) waren normal grün, dann folgten an denselben Sproßachsen hellgrüne, endlich zahlreiche ganz weiße Blätter. Mit der nach dem Beschneiden ohnehin gesteigerten Blattbildung war ein rascher Eisenverbrauch verbunden, denn Chlorophyll mußte mit ungewöhnlicher Ausgiebigkeit und Geschwindigkeit

1) Eine erste kurze Mittheilung über den Einfluß der Wachsthumsgeschwindigkeit auf die Entstehung der Chlorose habe ich in der Zeitschrift »Naturwissenschaftliche Rundschau« (Braunschweig 1886) Nr. 29 gegeben, wo auch Einiges über die Beziehung des Eisens zum Chlorophyll überhaupt gesagt ist in der Abhandlung: »das Eisen und die Chlorose der Pflanzen von J. Sachs«.

erzeugt werden; das ging anfangs, als die Winterknospen austrieben, denn diese verfügten über den Eisenvorrath, den die Wurzeln und Stämme früher aufgespeichert hatten. Als dieser Vorrath aber aufgezehrt war, mußte das Eisen aus der Erde aufgenommen werden; das ging offenbar nicht schnell genug und zudem wurde der Weg, den das Eisen in dem leitenden Holz der Äste zurückzulegen hatte, täglich länger; denn das Metall mußte den sozusagen vorauseilenden Gipfelknospen der Sprosse nachfahren, um dort zur Chlorophyllbildung verwendet zu werden. Bei diesem sonderbaren Wettrennen aber waren offenbar die aufnehmenden und leitenden Organe nicht leistungsfähig genug und so entfalteten sich die Blätter, je höher an den Sprossen, desto reiner weiß. — Daß es sich dabei aber wohl mehr um eine zu spärliche Aufnahme des Eisens aus der Erde, als um eine zu langsame Fortleitung im Holz handelte, dürfte aus dem sehr günstigen Erfolg der nunmehr vorgenommenen Eisendüngung zu entnehmen sein. Die sehr reichliche Eisenzufuhr zu den Wurzeln im Juni und Juli bewirkte nach wenigen Tagen das Ergrünen und in einigen Wochen waren alle, auch die unterdessen neu gebildeten Blätter normal grün.

Auch in den letzten Jahren habe ich immer wieder ähnliche Erfahrungen gemacht: je kräftiger die Holzpflanzen sind und je üppiger sie nach starkem Zurückschneiden im nächsten Frühjahr austreiben, desto sicherer tritt dann die beschriebene Form der Chlorose ein. Jedoch muß bemerkt werden, daß verschiedene Spezies der Holzpflanzen in verschiedenem Grade reagiren, was wohl auf die verschiedene Energie der Wurzelthätigkeit und die verschiedene Leitungsfähigkeit des Holzes zu beziehen wäre. Ulme und Weinstock sind wenig geneigt, nach starker Beschneidung chlorotisch zu werden, Glycine sinensis und Spiraea opulifolia reagiren außerordentich stark.

Die hier vorgetragene Ansicht findet in verschiedenen allgemeinen Wahrnehmungen eine weitere Stütze; vor Allem in der Erfahrung, daß die Chlorose auf Wiesen, Feldern und in Wäldern, wo das Wachsthum im allgemeinen kein sehr üppiges ist, nur spärlich vorkommt, auf unfruchtbarem Boden äußerst selten; bei dem langsamen Wachsthum haben die Wurzeln Zeit genug, den Pflanzen das geringe Quantum Eisen auch aus einem recht eisenarmen Boden zuzuführen. Ganz anders in Gärten, wo man durch alle Mittel der Kunst das Wachsthum zu beschleunigen sucht und wo eben dadurch die oben beschriebene Ursache der Chlorose hervorgerufen wird.

In demselben Sinne deute ich nun auch die wiederholt gemachte Erfahrung, daß die Zahl der chlorotischen Kräuter und Holzpflanzen in regenreichen Sommern viel größer ist, als in solchen mit dauernder Trockenheit; auch im gegenwärtigen regenreichen Sommer (1888) finde ich dies wieder: sowohl im botanischen Garten zu Würzburg, wie in den ausgedehnten, die Stadt umgebenden Parkanlagen machen sich zahlreiche Triebe von perennirenden Wiesenpflanzen (besonders Convolvulus arvensis), Sträuchern

und Bäumen mit völlig weißen Blättern bemerklich; letztere vorwiegend als Wurzelausschlag an älteren, grün belaubten Bäumen (z. B. Pappeln und Birken). Offenbar bewirkt reichliche Feuchtigkeit des Bodens und der Luft ein rasches Wachsthum der Laubsprosse und in Folge dessen einen zu ausgiebigen Bedarf an Eisen zum Ergrünen der neuen Blätter, der eben nicht in entsprechendem Maße befriedigt wird.

Beachtenswerth ist die in solchen Fällen hervortretende Thatsache, daß das Eisen sozusagen an den unteren Seitensprossen größerer Stämme vorbeiströmt; so möchte ich es nämlich auffassen, wenn der aufsteigende Transpirationsstrom der mächtigen Baumkrone hinreichend Eisen zur Chlorophyllbildung in unzähligen Blättern zuführt, während ein kleiner Sprößling an der Basis des Stammes chlorotische Blätter erzeugt. Ähnlich macht sich auch nach der Eisendüngung chlorotischer Coniferen (z. B. Abies balsamea u. a.) bemerklich: haben sämmtliche Frühjahrstriebe aus den Winterknospen der horizontalen Seitenzweige weiße Nadeln produzirt und ebenso der Gipfeltrieb des Hauptstammes, so ergrünen dann gewöhnlich zuerst der letztgenannte und die obersten Seitenzweige, später die mittleren und zuletzt die untersten, obgleich man, der Länge des Weges entsprechend, den das Eisen zu nehmen hat, gerade das umgekehrte Verhalten erwarten dürfte.

Auch bei den in Warmhäusern überwinterten Topf- und Kübelpflanzen verschiedenster Art entstehen chlorotische Blätter nicht selten dann, wenn sie im Mai oder Juni in's Freie gestellt werden. Die schon im Gewächshaus in den Knospen angelegten jungen Blätter entfalten sich nun in der warmen Luft, auch wohl in Folge der stärkeren Erwärmung der Wurzeln durch direktes Sonnenlicht, mit besonderer Schnelligkeit, während die besonders an der Innenseite der Töpfe und Kübel dicht gedrängten Wurzeln nicht genug Eisen aufnehmen können. Bei langsam wachsenden Topfpflanzen, wie sie von Privatleuten an Fenstern erzogen werden, und wie ich sie zu wissenschaftlichen Studien seit mehr als 30 Jahren in großer Zahl kultivirt habe, ist mir kein Fall von Chlorose vorgekommen.

Für die Praxis der Gartenkultur ergiebt sich aus dem Mitgetheilten, daß man gut thun würde, zur Verhinderung der Chlorose Alles zu vermeiden, was ein allzurasches Längenwachsthum der Laubsprosse und eine gar zu ausgiebige Blattbildung in kurzer Zeit herbeiführt; verständige Pflanzenzüchter werden am besten wissen, wie das zu erreichen ist. Doch darf nicht vergessen werden, daß auch andere Ursachen der Chlorose vorkommen und daß auf alle Fälle ein reichlicher Vorrath an löslichen Eisensalzen in der Erde, wenn nöthig ein Überschuß derselben, die Chlorose heilt oder von vornherein verhindert.

Wenn ich nunmehr zum Hauptgegenstand dieser Abhandlung, zur Mittheilung meiner Methode der Eisendüngung und ihrer Ergebnisse übergehe, so wird es gut sein, sogleich (was oben schon angedeutet wurde) darauf aufmerksam zu machen, daß es sich bei der Heilung der Chlorose

oder bei der Verhinderung ihres Eintretens, nicht darum handeln kann, sehr verdünnte Eisensalzlösungen anzuwenden, wie bei der Ernährung von Versuchspflanzen mit wäßrigen Nährstofflösungen im Laboratorium, wo die Wurzeln das Eisensalz direkt aufnehmen können und wo daher ein sehr geringes Quantum genügt und zur Vermeidung einer Vergiftung der Pflanze nicht überschritten werden darf. Einige Milligramme des Eisensalzes (Eisenvitriol oder -chlorid) in einem Liter Wasser aufgelöst genügt, daß eine vorher chlorotisch gewordene Versuchspflanze mit 6—10 Blättern in 3—4 Tagen vollständig ergrünt.

Bei den in Blumentöpfen oder gar im freien Land eingewurzelten Pflanzen aber kommt ein neuer und durchaus maßgebender Faktor in Betracht: die sogen. Absorption des Eisens in dem Vegetationsboden. Ohne auf weitläufige wissenschaftliche Diskussionen eingehen zu wollen, möchte ich für Leser, die nur das praktische Interesse im Auge haben, bemerken, daß gewisse mineralische Nährstoffe der Pflanzen in dem Vegetationsboden in einer Form enthalten sind, die man als den absorbirten Zustand bezeichnet; es betrifft dies besonders das Kali, die Phosphorsäure und das Eisen. In diesem absorbirten Zustand sind diese Stoffe im Boden derart gebunden, daß sie durch Wasser schwer, fast gar nicht aufgelöst werden; dennoch werden sie von den Wurzeln der Pflanzen aufgenommen, weil diese, mit ihren Saugorganen den Bodentheilchen fest anliegend, mit ihren sauren Oberflächen die absorbirten Stoffe auflösen und in den Pflanzenkörper einführen.

In einem solchen Zustand befindet sich nun auch das Eisen, welches die Wurzeln zum Zweck der Chlorophyllbildung in den Blättern aufnehmen müssen. Man kann sich leicht davon überzeugen. Füllt man einen großen Trichter mit Garten- oder Ackererde, die man zunächst mit Wasser übergießt, um sich zu überzeugen, daß das durchlaufende Filtrat kein Eisen enthält, so kann man nun eine angemessene Quantität einer hinreichend verdünnten Eisensalzlösung (Chlorid oder Eisenvitriol) aufgießen, von der man sich vorher überzeugt hat, daß sie mit einem empfindlichen Eisenreagens deutlich reagirt. Untersucht man nun das durch die im Trichter enthaltene Erde gegangene Filtrat, so findet man darin kein Eisen, weil es von der Erde absorbirt worden ist. Besser und sicherer ist es, die fragliche Erde in einen Glasballon zu bringen und dann eine Eisensalzlösung aufzugießen; nachdem man das Gemenge längere Zeit geschüttelt hat, gießt man den Brei auf das Filter eines Trichters und untersucht nun das durchgelaufene Wasser. War genug Erde und nicht zu viel Eisensalz gemengt worden, so findet man nun in dem Filtrat keine Spur von dem Eisen, welches in der beigemengten Lösung enthalten war. Es ist, wie man sagt, von der Erde absorbirt worden. In sehr einfacher und verständlicher Form hat man den Vorgang, wenn man etwa 100 g Kreidepulver (kohlensauren Kalk) mit einer wäßrigen Lösung von etwa 1 g Eisenvitriol (schwefelsaurem

Eisenoxydul $Fe\,SO_4 + 7\,H_2O$) schüttelt und dann filtrirt. In dem durchgelaufenen Wasser ist keine Spur von Eisen chemisch nachweisbar, weil die Verbindung desselben zersetzt worden ist; es hat sich schwefelsaurer Kalk gebildet, der im Filtrat enthalten ist, und kohlensaures Eisen, welches in dem überschüssigen kohlensauren Kalk (Kreide) sich festgesetzt hat und in »absorbirtem Zustand« zurückbleibt.

Ganz ähnlich verhält sich nun auch unsere vorwiegend aus kohlensaurem Kalk bestehende Gartenerde, mit der ich nach dem angegebenen Verfahren mehrere Versuche vorgenommen habe, die indessen je nach dem Ort, wo die Erde entnommen war, verschiedene Ergebnisse lieferten, weil bei derartigen Beobachtungen noch sehr verschiedene Faktoren mitwirken. Die hier anzugebenden Zahlen haben daher auch nur den Zweck, dem in diesen Dingen nicht bewanderten Leser eine ungefähre Idee von dem Sachverhalt zu geben; der Vegetationsboden des botanischen Gartens, den ich benutzte, ist sehr kalkreich und humusarm; bei einem sandigen, lehmigen oder sehr humusreichen Boden würde man natürlich andere Zahlen erhalten. So fand ich denn 1885, daß 1000 Liter Erde von einer Stelle des Gartens das Eisen von 5 kg Eisenvitriol (des käuflichen Salzes) vollständig absorbirten, und ebenso konnten 1000 Liter Erde derselben Art das Eisen von 24 kg käuflichen Eisenchlorids so absorbiren, daß in dem durchgelaufenen Filtrat keine Spur davon nachzuweisen war. — Bei einigen Versuchen im Frühjahr 1888 mit unserer Gartenerde, von einer anderen Stelle entnommen, fand ich, daß 1000 Liter (lufttrockener) Erde das Eisen von 9 Kilo käuflichen Eisenvitriols, d. h. 1,8 Kilo Eisen absorbirten. Ich muß aber bemerken, daß unsere Gartenerde, die sich dem Aussehen nach von besserer Ackererde hiesiger Gegend nicht sehr unterscheidet, ohnehin schon beträchtliche Mengen von absorbirtem, in Wasser nicht löslichem Eisen enthält, wie man sofort erfährt, wenn man dieselbe mit verdünnter Salz- oder Schwefelsäure extrahirt und den Auszug mit gelbem Blutlaugensalz versetzt; der sehr starke blaue Niederschlag zeigt, daß unser kalkreicher Boden auch reich an Eisen ist. Daß dieses reichliche Quantum von Eisen aber noch lange nicht hinreicht, unsere Gartenerde als mit Eisen absorptiv gesättigt erscheinen zu lassen, zeigen die vorhin genannten Versuche. — Ähnlich, wie im hiesigen botanischen Garten, liegen die Dinge nun gewiß in den meisten Gärten: die Erde enthält absorbirte Eisenverbindungen, weit mehr als die Pflanzen bei normalem langsamen Wachsthum brauchen; aber dennoch können sie chlorotisch werden, weil die sich entfaltenden Blätter zu wenig oder gar kein Eisen zur Chlorophyllbildung erhalten; und ebenso steht fest, daß ein reichlicher Eisenzusatz zu der Erde, der aber selbst noch nicht hinreicht, dieselbe absorptiv zu sättigen, es bewirkt, daß die chlorotisch gewordenen Pflanzen nach kurzer Zeit oder im nächsten Jahre Chlorophyll in ihren Blättern bilden. Es liegt in dieser Thatsache, wie aus allem bisher Gesagten folgt, etwas bisher Unerklärliches, was aber

Niemanden davon abhalten wird, die Eisendüngung als Remedium gegen die Chlorose zu verwenden. Auch die Chlorose des menschlichen Körpers kann ja durch reichlichere Eisenzufuhr geheilt werden, obgleich dieselben Personen in ihrer Nahrung ebenso viel Eisen aufnehmen, wie die nicht chlorotischen. In beiden Fällen handelt es sich also darum, dem kranken Organismus einen Überschuß von Eisen darzubieten.

Als ich nun vor mehreren Jahren bemerkte, daß das Aufgießen von dünnen Eisenvitriollösungen (etwa 1 : 100) auf die Erde der Topfpflanzen und im freien Land keinen merklichen, oder doch keinen ausreichenden Erfolg gegen die Chlorose ergab, sagte ich mir, daß dies wohl nur daran liegen könne, daß die kleineren in der Lösung enthaltenen Eisenmengen von den direkt getroffenen Erdschichten sofort absorbirt werden und gar nicht bis zu den tieferen Saugwurzeln vordringen können. Andererseits aber mußte ich beachten, daß größere Quantitäten starker Eisenlösungen leicht schädlich wirken könnten, wenn sie bis zu den Saugwurzeln vordringen und diese plötzlich umspülen. So verfiel ich auf das Auskunftsmittel, das Eisensalz in theils gröberen, theils feineren Körnern der Erde in der Nähe der Wurzeln einzuverleiben. Es kam darauf an, dem von den Wurzeln durchwachsenen Bodenraum ein sehr reichliches Quantum Eisensalz darzubieten und womöglich so, daß die Wurzeln nicht etwa von einer konzentrirten Lösung getroffen würden; vielmehr sollte das Eisensalz sich langsam in der Erde selbst auflösen, die der chemischen Beschaffenheit der Erde entsprechenden Zersetzungen erfahren, so daß eine daraus resultirende Eisenverbindung im »absorbirten« Zustand im Boden sich vertheilt, um dann von den fortwachsenden Wurzeln aufgelöst zu werden. — Durch das Aufgießen einer großen Menge verdünnter Eisenlösung auf die Erde rings um die Pflanze herum würde man dies nicht mit Sicherheit erreichen, weil die noch nicht absorptiv gesättigten oberen Erdschichten das geringe Quantum des Eisens festhalten würden, so daß den tiefer liegenden Wurzeln nichts davon zugeführt würde.

Die Wurzeln eines 5—6 jährigen Baumes, etwa einer Robinie, Edelkastanie, Ulme, eines großen Strauches von Spiraea opulifolia, einer Tanne oder Kiefer durchwachsen nun nach meinen allerdings nur gelegentlichen Erfahrungen den Erdraum von mindestens 1 Kubikmeter, der im hiesigen Garten das Eisen von 5—9 Kilo Eisenvitriol vollständig absorbiren kann, so daß das Eisen im Bodenwasser nicht mehr löslich ist, also von den Wurzeln selbst erst aufgelöst werden muß. — Man könnte also ohne Gefahr einer Eisenvergiftung des Baumes oder Strauches dem Kubikmeter Erde 5—9 Kilo Eisenvitriol beimengen. Bei älteren Bäumen und Sträuchern, wo die Wurzeln ein Bodenvolumen von 5—10 und mehr Kubikmetern durchwachsen, wäre selbst eine Düngung mit 25—90 Kilo Eisenvitriol kaum gefährlich.

Nun ist aber zu bedenken, daß man das grobkörnige Eisensalz doch

nur bis zu einer Tiefe von 20—40 cm in den zwischen den Wurzeln aufgehackten Boden einbringen kann, daß zunächst nur die benachbarten Schichten sich absorptiv damit sättigen und daß die gerade in Tiefen von 20—50 cm entwickelten Wurzeln es vorwiegend sind, welche bei großen Pflanzen die Nahrungsaufnahme besorgen, wenn auch unter Umständen die bis 1—2 m tiefgehenden von großer Bedeutung für den Baum sein können. Es ist also offenbar nicht nöthig, um etwa eingetretene Chlorose zu beseitigen, daß der ganze von Wurzeln occupirte Bodenraum mit Eisen gedüngt werde, wenn nur diejenige Erdschicht es ist, wo die große Mehrzahl der Saugwurzeln sich entwickelt. Nehmen diese reichlich Eisen auf, so wird das Quantum für die ganze Pflanze genügen. Statt also 5—9 Kilo pro kbm Eisenvitriol einzubringen, werden auch 2—3 Kilo genügen oder selbst noch weniger, und die Erfahrung bestätigt durchaus diese Erwägung, was sowohl wegen Arbeitskosten, wie wegen des Preises des Eisensalzes nicht ohne praktische Bedeutung ist, wenn man 50—100 Bäume und Sträucher von der Chlorose heilen will.

Eine größere Schwierigkeit erwächst bei der praktischen Ausübung der Eisendüngung aus der Thatsache, daß die in einer Tiefe von 20—50 cm wachsenden Saugwurzeln einer älteren Holzpflanze bis zu 2, selbst 3 und 4 m und mehr von der Stammbasis sich entfernen und daß gerade diese kräftig wachsenden, weit ausstreichenden Wurzeln für die Eisenaufnahme wohl die geeignetsten wären. Es ist aber in einem Garten kaum ausführbar, den Boden um den Stamm eines Baumes oder um das Centrum eines Strauches im Umkreis eines Radius von 2—4 m aufzuhacken und das Eisen einzubringen. Die benachbarten Pflanzen, besonders auch der Rasen würden dabei beschädigt, die Schönheit und Ordnung der Pflanzengruppen verunstaltet werden.

Meine Erfahrungen lassen keinen Zweifel, daß hier eines der wesentlichsten Hindernisse für befriedigende Ergebnisse der Eisendüngung bei älteren chlorotischen Holzpflanzen liegt. Man muß sich im Garten meist darauf beschränken, das Eisen in einer Entfernung von $^1/_2$—1 m um den Baumstamm einzubringen und bei älteren Bäumen ist dies offenbar nicht hinreichend; in dieser meist nöthigen Einschränkung liegt die Hauptursache, wenn es nicht gelingt, ältere Bäume schon im 1. oder 2. Jahre nach der Eisendüngung völlig von der Chlorose geheilt zu sehen.

In Erwägung dieser Sachlage und nachdem ich mancherlei minder zweckmäßige Methoden aufgegeben, lasse ich nun bei Sträuchern und Bäumen im freien Land je nach dem Alter derselben in 50—100 cm Entfernung (Radius) vom Stammgrund einen kreisrunden Graben von 20 bis 30 cm Breite und Tiefe auswerfen oder aber den Boden zwischen den dickeren Wurzeln centrifugal vom Stamm ausstrahlend mit der Hacke tief aufreißen, zum Theil auswerfen und, wenn das Erdreich zu trocken ist, so viel Wasser nachgießen, daß die entblößten und tiefer liegenden Boden-

schichten und Wurzeln gut durchtränkt werden. — Alsdann wird der käufliche Eisenvitriol so wie er eben ist, oder nachdem die gröbsten Stücke zerschlagen worden sind, eingestreut; je nach der Größe des Baumes, also auch des gemachten Kreisgrabens oder der aufgehackten radiären Bodenlockerungen zwischen den ausstrahlenden Wurzeln verwende ich nun nach Gutdünken 2—3, auch wohl 6—8 Kilo Eisenvitriol auf einen Baum oder Strauch. Das Eisensalz besteht nun zum Theil aus feinem Pulver, zum größeren Theil aus etwa erbsengroßen Körnern und endlich aus Stücken von Haselnuß- bis Wallnußgröße. Die eingestreute Salzmasse wird mittels der Hacke mit der unterliegenden Erdschicht gemischt, dann nach und nach die ausgeworfene Erde hereingezogen und wieder mit dem Salz gemischt und so fort, bis die ausgeworfene Erde wieder eingefüllt, so viel als möglich mit dem Eisen gleichmäßig gemischt und eingeebnet ist. Schließlich wird nun reichlich bewässert, entweder 6—10 große Gießkannen (100—150 Liter Wasser) aufgegossen oder, wenn man es haben kann, der Schlauch der Wasserleitung auf einige Minuten angelegt.

So löst sich nun das feinere Pulver des Eisenvitriols sofort auf und wird die Lösung von dem rasch nachströmenden Wasser in die tieferen Erdschichten geführt, bevor das Eisen in den oberen ganz absorbirt wird. Die größeren Körner lösen sich erst in den späteren Tagen, wenn es regnet oder gegossen wird, langsam auf, so daß die ihnen benachbarten Erdtheile sich absorptiv mit Eisen sättigen. Die größten Eisenvitriolstücke endlich findet man im Herbst, oder im nächsten Jahre noch an Ort und Stelle, wo sie eben hingefallen waren, aber in eine rostbraune, weiche, teigige Masse, in Ocker, verwandelt.

Der durch diese Düngung eingeleitete Prozeß besteht nun im Wesentlichen offenbar darin, daß die Auflösung des Eisenvitriols, je nach der Größe der Körner und Stücke, auf längere Zeit vertheilt wird; künstliche Bewässerung oder Regen bringen nach und nach die Auflösung der gröberen Körner zu Stande, die ihnen benachbarten Bodentheile absorbiren die jedesmal gelösten Eisentheile; an den Stellen, wo zufällig große Eisenvitriolstücke liegen, bildet sich Ocker. Für die Pflanze ist der Vorgang also ein ganz wesentlich anderer, als wenn man eine im Laboratorium in wäßrigen Nährstofflösungen erzogene Pflanze mit ihren Wurzeln in eine verdünnte Eisenlösung setzt; hier kann sie dieselbe unmittelbar aufnehmen; bei unserer Eisendüngung dagegen kommt es darauf an, daß der von den Wurzeln durchwachsene Boden das Eisen reichlich absorbirt, d. h. in Form von kohlensaurem (gelegentlich wohl auch von phosphorsaurem) Eisen an den Oberflächen der Erdpartikel niederschlägt und festhält. Unser Düngungsverfahren hat also nicht die Absicht, die Wurzeln der chlorotischen Pflanzen mit einer Eisenlösung zu überschwemmen, sondern vielmehr die Bodentheilchen mit einem feinen Überzug niedergeschlagener Eisenverbindungen zu versehen. — Dieses geschieht aber bei unserem

Verfahren keineswegs überall im Boden gleichmäßig, was auch gar nicht nöthig ist.

Die nach der Eisendüngung neu gebildeten und die schon vorhandenen sich noch verlängernden dünnen (meist haarfeinen) Saugwurzeln wachsen nun in diese mit »absorbirtem« Eisen versehenen Bodenschichten und Bodenbrocken hinein, sie bilden hier, fortwachsend, täglich neue Wurzelhaare, die sich den mit Eisenniederschlag bedeckten Bodentheilchen dicht anlegen und mit ihrer sauren Oberfläche denselben auflösen und aufsaugen.

Der Erfolg unserer Eisendüngung hängt also bei den Freilandpflanzen vorwiegend davon ab, daß von den unzähligen feinen Saugwurzeln womöglich recht zahlreiche in die mit absorbirtem Eisen versehenen Bodentheile eindringen, um mit ihren sauren Wurzelhaaren das Eisen aufzulösen und in die Pflanze einzuführen. Diejenigen Leser, denen die hier angedeutete Thätigkeit der Wurzeln in der Erde nicht hinreichend bekannt sein sollte, darf ich auf das in meinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« Gesagte verweisen.

Etwas einfacher dürfte der Vorgang bei den in Töpfen und Kübeln eingewurzelten (meist exotischen und oft tropischen) Kulturpflanzen nach der Eisendüngung sich gestalten. Bei älteren derartigen Pflanzen findet man, wenn sie »ausgetopft« werden, die größte Masse der saftigen, lebensthätigen Wurzeln an der Innenseite des Topfes oder Kübels angepreßt, oft plattgedrückt und nicht selten eine ununterbrochene Schicht bildend; diese Wurzeln sind gar nicht von Erde umgeben, höchstens nach innen hin in Berührung mit dieser. Daß da die Aufnahme von mineralischen Nährstoffen eine sehr erschwerte ist, leuchtet ein. Es sind wohl vorwiegend die im Wasser enthaltenen Salze, welche bei dem täglichen Begießen über die Wurzeloberflächen strömen, die den geringen Nährstoffbedarf der im Topf oder Kübel wachsenden Pflanze decken; das Eisen mag bei Topfpflanzen wohl vorwiegend aus den Wandungen des Blumentopfes stammen, dessen rothe oder braune Farbe ja eben von Eisen in der Thonmasse des Topfes herrührt. — Die Beachtung dieser Umstände ergiebt aber auch, daß bei Topf- und Kübelpflanzen das wiederholte, reichliche Begießen mit verdünnten Eisenlösungen ein rasches Ergrünen der chlorotischen Blätter bewirkt, was bei Freilandpflanzen nicht geschieht. Die aufgegossene verdünnte Eisenlösung läuft eben rasch zwischen dem dichten Wurzelgeflecht hinab und kommt, ohne vorher von der Erde absorbirt zu sein, mit den sehr ausgedehnten Wurzeloberflächen in Berührung, die nun einen Theil davon aufnehmen. Aber deshalb darf man auch nur verdünnte Eisenlösungen benutzen. — Bei großen Töpfen und Kübeln kann man aber, wie ich mich vielfach überzeugt habe, dasselbe Verfahren anwenden, wie bei Freilandpflanzen; die obere Erdschicht in dem Gefäß wird gelockert oder abgetragen, das grobkörnige Eisensalz aufgestreut, und zwar in recht reichlicher Menge (etwa eine Handvoll auf einen Topf von 2—3 Liter) dann

mit Erde bedeckt und nun das tägliche Begießen bei den ins Freie gestellten Topfpflanzen in gewohnter Weise fortgesetzt. Die Wirkung ist bei Topfpflanzen meist eine überraschend günstige und sichere; oft ergrünen die chlorotischen Blätter großer Topfpflanzen schon nach 5—6 Tagen, jedenfalls nach 8—10 Tagen, wenn sie im Mai oder Juni gedüngt worden sind und die chlorotischen Blätter überhaupt noch im Stande sind zu ergrünen; jedenfalls kommen dann im Winter oder nächsten Frühjahr grüne Blätter. Man darf eben niemals vergessen, daß die chlorotischen Blätter in sehr kurzer Zeit nach ihrer Entfaltung die Fähigkeit grün zu werden verlieren und daß dann die scheinbar unwirksame Eisendüngung ihre günstige Wirkung erst dadurch zu erkennen giebt, daß die später neu auftretenden Blätter grün aus den Knospen kommen.

Das wäre nun also Alles, was ich im allgemeinen über die Wirkung der Eisendüngung bei chlorotischen Pflanzen zu sagen habe, insofern es sich um die praktische Pflanzenkultur handelt.

Wenn ich nun zum Schluß eine Anzahl von Beispielen vorführe, so geschieht es, weil dabei noch manches Wissenswerthe zu erwähnen ist, was sich in allgemeiner Betrachtung nicht wohl anbringen ließ, und weil durch diese Beispiele das allgemein und abstrakt Gesagte anschaulicher wird; auch könnte wohl mancher Pflanzenzüchter dieses oder jenes Beispiel direkt für sich verwerthen. Übrigens sind diese Beispiele nur unter vielen anderen mit Eisen behandelten chlorotischen Pflanzen ausgewählt; es sind solche, über welche ich speziellere Notizen gemacht habe.

I. Holzpflanzen im freien Land.

1. Quercusarten. Ein junges Bäumchen von Q. dentata, etwa 1 m hoch, war wegen formlosen Wuchses im Winter zu 1884 stark beschnitten worden und brachte im Sommer fast ausschließlich hellgrüne und weiße Blätter. Das Aufgießen von sehr verdünnter Eisenlösung gab kein Resultat, wohl aber wurden die Blätter nach wenigen Tagen grün, als ich noch verdünntere Eisenchloridlösung (etwa 1 auf 1000) auf die chlorotischen Blätter pinseln ließ. Im Frühjahr 1885 aber kamen wieder halb und ganz chlorotische Triebe; als Anfangs Juni die beschriebene Eisenvitrioldüngung reichlich angewendet war, wurden die noch jungen weißen Blätter grün in 5—6 Tagen. Seitdem ist das Bäumchen kräftig herangewachsen und seine auffallend großen Blätter zeichnen sich durch besonders dunkelgrüne Färbung aus.

Ich habe überhaupt vielfach wahrgenommen, daß die reichliche Düngung mit Eisenvitriol nicht nur das Ergrünen, sondern auch einen besonders üppigen Wuchs hervorruft, was wohl auf die chemischen Zersetzungen zu schieben ist, die durch die Zerlegung des Eisensalzes im Boden (z. B. die Bildung von schwefelsaurem Kalk aus kohlensaurem) veranlaßt wird;

wahrscheinlich ist dabei aber auch die sehr kräftige Assimilation bei der durch das Eisen gesteigerten Chlorophyllbildung von Bedeutung.

Eine größere Zahl anderer junger Eichen, Q. robur, palustris, von 3 bis 4 m Höhe, die, nachdem sie vor 2—3 Jahren erst gesetzt waren, neben allgemeiner Kränklichkeit auch theilweise chlorotisch wurden, sind nach reichlicher Eisendüngung ebenfalls ergrünt und gekräftigt.

2. Spiraea-Arten. Unter diesen war ein sehr üppig wachsender Strauch von Sp. opulifolia, nachdem derselbe im Winter zu 1883 sehr stark zurückgeschnitten worden, im Frühjahr 1884 in geradezu bedenklichem Grade chlorotisch geworden; auf die ersten grünen Blätter der mit enormer Kraft wachsenden neuen Triebe folgten bald sehr zahlreiche weiße Blätter, die nach der im Juni vorgenommenen sehr reichlichen Eisendüngung nur noch theilweise ergrünten. Im zeitigen Frühjahr 1885 wurde nochmals Eisenvitriol gegeben, worauf die neuen Jahrestriebe ganz grüne Blätter brachten, obgleich sie sehr schnell in die Länge wuchsen und in 6—7 Wochen 2—2,5 m lang wurden. In den letzten drei Sommern ist der Strauch nicht nur ganz grün, sondern auch sehr üppig.

Von anderen Spiraeen erwähne ich nur kleine Sträucher von Sp. salicifolia und Sp. Douglasii, welche im Frühjahr 1888 sehr hellgrüne Blätter brachten, am 2. Juli erst gedüngt wurden und am 19. Juli völlig ergrünt waren. Ein kleiner Strauch von Sp. carpinifolia hatte am 2. Juli ganz weiße Blätter, die aber am 19. normal grün gefunden wurden. In allen diesen Fällen war die Wirkung wohl schon früher eingetreten, dieselbe konnte aber nicht früher beobachtet werden.

Bei einer auf derselben Spiraeenabtheilung des Gartens stehenden Exochorda grandiflora, die im Winter zu 1885 sehr ausgiebig zurückgeschnitten war, zeigten sich die ersten Anzeichen der Chlorose erst 1887. Gedüngt wurde sie erst im Juni 1888, als fast alle sehr langen Jahrestriebe nahezu ganz chlorotisch waren. Ein großer Theil der jüngeren Blätter ergrünten bis Mitte August, andere sind noch Ende August weiß, z. Th. weil sie schon zu alt waren, z. Th. weil die Eisendüngung nicht allseitig und tief genug an die aus der Erde getrennt hervortretenden Hauptäste des Strauches gebracht werden konnte.

3. Besondere Erwähnung verdient ein junger Baum von Castanea vesca. Ein älteres gesundes Exemplar war in dem kalten Winter 1879—80 bis an die Bodenoberfläche erfroren. Nachdem der Stamm abgesägt war, kamen im folgenden Frühjahr zahlreiche Triebe aus dem Wurzelstock, von denen nach und nach alle bis auf einen entfernt wurden. Dieser wurde anfangs mehr in Strauchform, dann aber durch Zurückschneiden im Frühjahr 1885 als Hochstamm behandelt. Dieser kräftige Eingriff bewirkte, daß der Baum im Frühjahr 1886 chlorotisch wurde; auf wenige grüne Blätter jedes Jahrestriebes folgten chlorotische, was aber, weil die Rippen und dünneren Blattnerven grün waren, erst bemerkt wurde, als Ende Juni die

Blätter sich ganz flach entfalteten. Die erst im Juli vorgenommene Eisendüngung kam zu spät, nur die jüngsten Blätter ergrünten noch theilweise, die älteren chlorotischen verdarben im Juli und August, indem die Blattränder und die zwischen den seitlichen Rippen liegenden Partien der dünnen Blattlamelle sich bräunten und vertrockneten. — Auch im Frühjahr 1887 litten die neuen Triebe wieder an Chlorose; offenbar war der zur Düngung gemachte kreisförmige Graben zu klein, sodaß die unter ihm weiter hinstreichenden Saugwurzeln kein oder zu wenig Eisen bekamen. — Am 20. Mai 1888 endlich wurde der neu angelegte Graben größer hergestellt und nun war die Wirkung eine günstigere bei 3 Kilo Eisenvitriol. Die Mehrzahl der Blätter war auch diesmal noch theilweise, selbst ganz chlorotisch ausgetrieben; aber am 15. Juni machten sie infolge der Düngung alle den Eindruck normaler grüner Blätter; nur ein, dem Hauptweg des Gartens zugekehrter größerer Ast blieb theilweise chlorotisch; offenbar hatten die ihm entsprechenden Wurzeln kein oder zu wenig Eisen bekommen, da sie sich unter der Steinlage des Weges ausbreiten mußten, auch bei der Anlage desselben (1885) vielfach beschädigt worden waren. Die kurz nach der Eisendüngung ergrünten Blätter dieses Astes erwiesen sich nachher aber doch noch krank; die Blattränder und die zwischen den primären Seitenrippen liegenden Theile der dünnen Blattlamelle wurden Anfang August braun und trocken, nur die Rippen und die ihnen benachbarten Streifen der Blattlamelle blieben grün. Abgesehen von diesem Aste ist die gesammte Baumkrone auch im September noch dunkelgrün und gesund.

4. Ein junger Hochstamm von Magnolia tripetala, circa 2,5 m hoch und 3—4 cm dick, war 1887 chlorotisch geworden, was ich leider erst im Juli bemerkte. Sämmtliche 40—50 Blätter waren völlig entfaltet, flach, 25—35 cm lang und 15—20 cm breit; nicht rein weiß, sondern hellgelblich, die Rippen mit einem Stich ins Grüne; sämmtlich saftig und anscheinend ganz gesund. Ich ließ sofort die Eisendüngung besorgen, der Erfolg war aber gering, nur äußerst langsam im Verlauf des Juli und August trat eine Spur von grüner Färbung auf, die man aber nur aus größerer Entfernung wahrnahm. Die Blätter blieben übrigens saftig bis zum Herbst und fielen in normaler Weise ab. Im Mai 1888 kamen die neuen Blätter wieder sämmtlich chlorotisch, beinahe weiß, aber mit deutlich grüner Nervatur. Als sie am 20. Mai ausgewachsen waren, wurde von Neuem mit Eisen gedüngt, der Kreisgraben erweitert. Am 15. Juni (nach 26 Tagen) hatten sämmtliche Blätter eine fast normal grüne Färbung, die aber selbst Ende August noch etwas heller war, als bei ganz normalen. Offenbar war auch hier der Kreisgraben bei etwa 60—70 cm Radius noch zu klein.

Nebenbei sei bemerkt, daß die ganz gleichmäßige Chlorose aller Blätter dieser Magnolie aus der Sproßbildung derselben zu erklären ist. Während bei den Spiraeen und in minderem Grade auch bei Castanea die aus den

Winterknospen kommenden Jahrestriebe je eine größere Zahl von Blättern an einer Sproßachse bilden und dem entsprechend die zuerst entfalteten gewöhnlich grün, die folgenden theilweise, die späteren aber ganz chlorotisch sind, trägt dagegen jeder kleinere Sproß der Magnolie nur 3—4 Blätter dicht über einander, die schon sämmtlich in der Winterknospe angelegt sind und sich beinahe wie gleichalterige Blätter verhalten. Der Eisenmangel trifft daher die wenigen Blätter einer Sproßachse gleichmäßig. Bei den genannten Eichen verhält sich die Sache ähnlich.

Ein Strauch von Magnolia Yulan, etwa mannshoch, mit einigen hundert Blättern, war 1887 ebenfalls fast ganz chlorotisch, wurde mit jener anderen gleichzeitig gedüngt und ergrünte z. Th. schon im selben Sommer; im Frühjahr 1888 entstanden nur grüne und zwar ganz normal dunkelgrüne Blätter, so daß Niemand errathen hätte, der Strauch sei 1887 fast ganz chlorotisch gewesen.

Ganz ähnlich wie diese Pflanze verhielt sich ein Exemplar der Schlingpflanze Schizandra sinensis.

5. Celastrus orixa. Drei, circa 60—80 cm hohe, breit und vielfach verzweigte Sträucher zeigten schon seit 5—6 Jahren ein nicht ganz erklärliches Verhalten. Sie brachten in jedem Frühjahr grüne, meist hellgrüne Blätter, die dann Ende Juni und im Juli völlig weiß wurden. Ich hielt dies längere Zeit für eine Zerstörung des Chlorophylls durch intensives Sonnenlicht, dem diese Pflanzen ausgesetzt waren. — Indeß ließ ich sie 1887, als sie wieder weiße Blätter hatten, mit Eisen düngen und war überrascht, zu sehen, daß diese theilweise oder sogar ganz ergrünten, was ich, aus dem eben genannten Grunde, gar nicht erwartet hatte; die Sträucher waren also wirklich chlorotisch. Anfang Juni 1888 wurden sie nochmals reichlicher mit Eisen gedüngt und Mitte Juli (nach 6 Wochen) waren die Blätter von einem dunkel, von einem zweiten hellgrün; die des dritten Strauches waren noch weiß und blieben es auch später. Vielleicht hatte der Arbeiter diesen dritten Strauch nicht oder unzweckmäßig gedüngt, was ich später nicht entscheiden konnte.

6. Vier, ungefähr 1,5 m hohe, reich belaubte, aber durch sehr ausgiebiges Zurückschneiden vor zwei Jahren zu übermäßig üppigem Wachsthum veranlaßte Sträucher von Chionanthus virginiana (Oleaceen) wurden im Frühjahr 1888 theilweise chlorotisch, die Blätter nicht ganz weiß, sondern hellgrün. Anfangs Juni mit Eisenvitriol gedüngt, waren sie nach 5—6 Wochen vollkommen normal grün.

7. Ein vier- oder fünfjähriges, etwa 1,5 m hohes Bäumchen von Carya olivaeformis verhielt sich ebenso wie No. 6.

8. Robinia pseudacacia. Nach dem oben Gesagten kann es nicht auffallen, daß gerade dieser vielverbreitete und wenig anspruchsvolle Baum recht häufig chlorotisch wird. Besonders nach kräftigem Zurückschneiden und Lichten der Krone erscheinen Jahrestriebe von 3—4 m Länge,

die sie in 80—100 Tagen erreichen. Indessen beschränkt sich die Chlorose der sehr zahlreichen, an einer so langen Sproßachse sitzenden Blätter meist darauf, daß die von den Rippen und stärkeren Nerven entfernteren Theile der dünnen Blattlamelle sehr hellgrün oder auch weiß werden, wogegen jene intensiv grün sind. Bemerkt man die Chlorose in diesem Anfangszustand, was auch von vielen anderen Holzpflanzen gilt, so ist sie durch Eisendüngung in demselben Sommer und Herbst, oder im zeitigen Frühjahr der folgenden Vegetationsperiode gewöhnlich sofort heilbar. So war es z. B. bei einem circa 5 m hohen dreijährigen Bäumchen, welches 1888 Ende Juni mit Eisen versehen wurde und binnen 4—5 Tagen schon deutliches Ergrünen erkennen ließ, welches in 10—14 Tagen zu voller, normaler Chlorophyllfarbe fortschritt.

Man kann aber auch üble Erfahrungen machen. Ich führe ein Beispiel nur deshalb an, weil Jemand, der die Eisendüngung zuerst anwendet und einen so schlimmen Erfolg sieht, leicht abgeschreckt werden könnte. — Da hatte ich vor circa 12 Jahren eine Robinie an eine Stelle pflanzen lassen, von der ich nicht wußte, wie es im Untergrund aussieht. Der Baum wuchs einige Jahre recht kräftig und hatte normal grüne Blätter. Vor fünf Jahren fing ein großer Ast an, theilweise chlorotisch zu werden; im folgenden Jahre waren seine Blätter ganz weiß, mit einem Stich ins Gelbe. Ich ließ diesen Theil der Baumkrone mit sehr verdünnter Eisenvitriollösung aus einer Druckpumpe bespritzen, worauf nach wenigen Tagen die meisten chlorotischen Blätter ergrünten, die meisten freilich nur theilweise, wie immer in solchen Fällen, wo einzelne Tropfen der Eisenlösung auf den Blattoberflächen hängen bleiben. Zunächst war damit aber die Chlorose als solche konstatirt. — Im folgenden Jahre ließ ich einen Graben von 2 m Radius um den Stamm herum machen; es wurden 5—6 Kilo Eisenvitriol eingestreut, auch einige Kilo Kalisalpeter, um den zur Bildung der Chlorophyllkörner nöthigen Stickstoffgehalt zu erhöhen, und dann wurden etwa 2—3000 Liter Wasser zugeleitet. — Der Erfolg war miserabel; die Blätter des chlorotischen Astes wurden ein wenig hellgrün, aber die der anderen Äste nahmen auch nur sehr hellgrüne Färbung an. Als 1887 der Baum wieder, und zwar diesmal in erhöhtem Maße chlorotisch war, wurde 2—3 m vom Stamme entfernt ein breiter und tiefer Graben ausgeworfen, wobei sich ergab, daß die Wurzeln sich auf einem alten unterirdischen Gemäuer verbreiteten, welches sie an ihrer Funktion wesentlich hindern mußte. Es wurde abermals ein Quantum von 10 Kilo Eisen eingeworfen, Wasser in großer Menge eingeleitet und der Graben zugedeckt. Es trat kein Erfolg ein und im Jahre 1888 sind nun alle Blätter des Baumes hell gelblich weiß, kein einziges mehr grün, trotz wiederholter Eisendüngung.

Wollte man nun etwa glauben, die Krankheit des Baumes sei gar nicht durch Eisen heilbar, so widerspricht dem die Thatsache, daß in einem früheren Jahre die mit Eisen bespritzten Blätter ergrünten. Der ungünstige

Verlauf der Krankheit kann wohl nur dadurch erklärt werden, daß die jungen Saugwurzeln der Robinie von dem zugesetzten Eisensalz gar nicht erreicht wurden, weil sie durch das unterirdische Mauerwerk gezwungen waren, sich in Spalten zu verkriechen und ganz andere Richtungen einzuschlagen, als wenn sie in gewöhnlichem Grund gewachsen wären. Auch mochte durch die erwähnte steinige Beschaffenheit des Untergrundes die Wurzelbildung selbst sehr beschränkt sein und zugleich die Aufnahme der übrigen Nahrungssalze in zu geringer Menge stattgefunden haben. Das Mißlingen der Eisenkur darf also nicht etwa so gedeutet werden, als ob dieselbe der Chlorose gegenüber an sich unsicher wäre; das Ergrünen der mit Eisenlösung bespritzten Blätter zeigt ja die Unrichtigkeit dieser Folgerung. — Dagegen wäre es wohl möglich, daß das den aufsteigenden Transpirationsstrom leitende Holzgewebe funktionsunfähig geworden wäre; das 1886 vorgenommene Absägen eines chlorotischen Astes aus der Baumkrone ergab, daß ein mit Fäulnißstoffen erfüllter Kanal in den Stamm hinablief, was aber nicht weiter untersucht werden konnte.

9. Abies-Arten. Unter diesen ist das Verhalten von drei Exemplaren der Abies balsamea von Interesse. Diese brachten im Frühjahr 1887 an den aus den Winterknospen entwickelten Trieben nur weiße Nadeln; es war an ihnen keine Spur von Grün zu sehen. — Die drei Bäume wurden Anfang Juni mit Kreisgräben von circa 80—100 cm Radius versehen und erhielten eine aus je etwa 2 Kilo Eisenvitriol bestehende Düngung, mit sehr ausgiebiger Bewässerung aus dem Leitungsschlauch. — Die beiden kleineren Bäumchen, nicht ganz mannshoch, bis auf die neuen weißen Jahrestriebe auch recht gesund aussehend, zeigten nach wenigen Tagen schon ein deutliches Ergrünen der weißen Nadeln, die nach einigen Wochen so normal wurden, daß von ihrer früheren Chlorose gar keine Spur mehr übrig war, und so blieben auch die neuen Triebe 1888.

Ganz anders verhielt sich ein größeres, 4—5 m hohes Exemplar derselben Spezies, welches neben den vorigen wuchs. Dieser Baum war schon 1886 durch sein gar zu mageres Wesen aufgefallen und im Frühjahr 1887 kamen alle Triebe aus den Winterknospen mit schneeweißen Nadeln, was ich erst Mitte Juni bemerkte. Die sofort in einem Kreisgraben von circa 1 m Radius vorgenommene reichliche Düngung mit Eisenvitriol bewirkte in den nächsten Wochen ein langsam fortschreitendes Ergrünen der weißen Nadeln, vom Gipfel des Hauptstammes nach unten hin fortschreitend; doch war erst im Herbst die grüne Färbung zu einer normalen geworden. — Der ganze Baum hatte im Frühjahr 1888, infolge der gestörten Assimilation, einen recht struppig mageren Habitus und zu meiner Verwunderung kamen im Mai die kleinen, schwachen Jahrestriebe aus den Winterknospen wieder mit völlig weißen Nadeln zum Vorschein, obgleich die Eisendüngung im Vorjahre, wenn auch schwach, doch günstig gewirkt hatte. Ende Mai notirte ich diese Thatsache und am 16. Juni waren die diesjährigen Nadeln noch

weiß. Als ich am 19. Juni, also nur drei Tage später wieder nachsah, fand ich dieselben deutlich ergrünt an den unteren und einigen oberen horizontalen Ästen, später auch am Gipfel des Stammes; einige der anfangs ganz chlorotischen Triebe waren plötzlich sattgrün geworden, viele andere allerdings noch weiß oder hellgrün. Dieses nachträgliche Ergrünen der chlorotisch ausgetriebenen Jahreszuwachse kann ich mir kaum anders als durch die Annahme erklären, daß die neuen und weiter wachsenden Saugwurzeln im Frühjahr die mit Eisen versehenen Bodentheile noch nicht getroffen hatten, daß sie aber wahrscheinlich bei weiterem Wachsthum in die vom vorigen Sommer her absorptiv mit Eisen gesättigten Bodenschichten eingedrungen waren. — Ähnliche Erscheinungen, wo die anfangs ganz chlorotischen Blätter auch ohne Düngung mit Eisen, später grün werden, habe ich auch sonst gelegentlich beobachtet und durch die Annahme erklärt, daß die fortwachsenden und neu entstehenden Wurzeln zufällig auf Bodentheile treffen, die reicher an aufnehmbarem Eisen sind. Aber auch ohne diesen günstigen Zufall wäre denkbar, daß die Saugwurzeln Zeit gefunden haben, die kleinen Eisenmengen aufzusammeln, die zum nachträglichen Ergrünen der anfangs chlorotischen Blätter rasch gewachsener Sprosse hinreichen. Zum Verständniß dieser Erscheinungen muß ich allerdings auf meine schon 1865 dargelegte (und später immer wieder in meinem Lehrbuch und meinen »Vorlesungen« wiederholte) Theorie von dem Verhalten der Wurzelhaare im Boden verweisen. Wer ohne Kenntniß dieser Theorie glaubt, die Wurzeln seien in der Erde von einer (überhaupt unmöglichen) Nährstofflösung »umspült«, wird Erscheinungen der oben beschriebenen Art unerklärlich finden.

Um aber nochmals auf unsere Abies balsamea zurückzukommen, so ließ ich dieselbe am 19. Juni 1888 nochmals in einem neuen größeren Graben mit Eisen düngen, worauf sämmtliche Jahrestriebe bis Ende August vollständig ergrünten. Ob jedoch der Baum, der also schon drei Jahre lang gelitten hat und durch die nicht rechtzeitig geheilte Chlorose zu spät wieder einer besseren Ernährung fähig geworden ist, seine Entkräftung überwinden und in den nächsten Jahren gedeihen wird, ist noch fraglich.

Von anderen Abiesarten erwähne ich noch folgende von 1—1,5 m Höhe: Abies pichta, im Frühjahr 1887 mit ganz weißen Jahrestrieben, wurde mit Eisen gedüngt und ist 1888 völlig gesund. Abies Apollinis, wegen rein weißer diesjähriger Nadeln erst am 2. Juli gedüngt, läßt am 19. Juli keine Spur der früheren Chlorose mehr erkennen. — Abies bicolor, circa 0,5 m hoch, ebenso.

II. Perennien im freien Land.

10. Unter diesen verdient Bocconia cordata wegen der außerordentlich raschen Wirkung der Eisendüngung hervorgehoben zu werden.

Diese Pflanze hat überhaupt eine besondere Neigung zur Chlorose, vielleicht wegen des überaus raschen Wachsthums ihrer aus dem Wurzelstock spät, also bei schon höherer Temperatur austreibenden Sprosse. Seit einigen Jahren schon hatte ich an zwei älteren Sätzen der Bocconia die hier besonders unangenehm aussehende Chlorose bemerkt. Die Blätter der Ende Mai und Anfang Juni kräftig austreibenden Sprosse sind dann gewöhnlich am unteren, älteren Theil der Sprosse normal grün, die späteren haben intensiv grüne Rippen und Nerven, meist auch noch neben diesen hinlaufend grüne Flächenstreifen, die letzten aber (etwa vom 6. oder 7. Blatt an) sind ganz weiß. Bei der bedeutenden Größe und Zartheit der Blätter macht die scheckige Färbung der theilweisen Chlorose der mittleren am Sproß einen auffallend unangenehmen Eindruck, der bei den späteren ganz rein weißen weniger auffällt. — Als ich nun 1888 die beiden chlorotischen Stöcke, mit etwa 15 Sprossen von 50—70 cm Höhe, mit Eisenvitriol in gewohnter Art am 11. Juni hatte düngen lassen, war die Wirkung schon nach 5 Tagen sehr kräftig: die ältesten chlorotischen Blätter hatten ihre Fähigkeit zu ergrünen allerdings theilweise verloren, die jüngeren aber waren an den früher weißen Stellen deutlich grün; ganz durchschlagend aber war die Eisenwirkung an den Blättern nächst dem Gipfel, die vorher ganz weiß und z. Th. noch in der Knospenlage gewesen; sie bekamen das Eisen rechtzeitig während ihres Wachsthums und wurden in den 5 Tagen dunkelgrün, dunkler sogar, als unter gewöhnlichen Umständen. Wer mit der Wirkung des Eisens auf chlorotische Pflanzen im freien Land noch unbekannt ist, dürfte gerade die Bocconia cordata zu seiner Belehrung benutzen; für einen kräftigen mehrjährigen Stock genügt ein Kilo Eisenvitriol, hier am besten so eingebracht, daß der Boden in der Umgebung des Wurzelstockes etwa 15—20 cm tief aufgehackt, das Salz eingestreut, Wasser aufgegossen und dann mit Erde gedeckt wird.

11. Schlingpflanzen und Rankenpflanzen. Es ist nach meiner oben dargelegten Theorie von dem Einfluß des raschen Längenwachsthums der Sprosse auf die Chlorose leicht zu begreifen, daß gerade bei den Schlingpflanzen diese Krankheit häufiger, als bei anderen, nicht schlingenden, auftreten kann, da die schlingenden Sprosse sich im allgemeinen durch ein sehr rasches Längenwachsthum auszeichnen. Indessen kommen dabei doch noch andere Ursachen mit in Betracht. Bei Dioscorea Batatas zum Beispiel und den (allerdings nicht schlingenden, aber ebenfalls sehr rasch wachsenden) Kürbispflanzen, die ich seit 30 Jahren vielfach kultivire, erinnere ich mich nicht, jemals ein chlorotisches Blatt gesehen zu haben. Aber diese Pflanzen zeichnen sich auch, wie ich weiß, durch eine ganz außerordentlich reiche Wurzelbildung aus, die sie befähigt, aus dem Boden neben den anderen Mineralstoffen auch das Eisen durch Milliarden von Saugorganen aufzunehmen und so den rasch wachsenden Sprossen die Chlorophyllbildung zu ermöglichen. Hierher wäre auch Menispermum canadense

und die Ampelopsis hederacea zu rechnen; auch die Weinrebe wird verhältnißmäßig nur selten chlorotisch, obgleich das unmäßige Zurückschneiden in Deutschland das Wachsthum der Jahrestriebe enorm steigert.

Dies scheint nun bei anderen Schling- (und Ranken-) Pflanzen nicht immer der Fall zu sein; so finde ich seit vielen Jahren, daß die überaus rasch sich verlängernden, windenden Sprosse von Wisteria sinensis, Akebia quinata, Aristolochia tomentosa leicht chlorotisch werden. Dabei wirkt aber in unserem botanischem Garten noch der Umstand mit, daß diese Arten jährlich stark zurückgeschnitten werden müssen, wodurch das ohnehin ausgiebige Längenwachsthum der neuen Jahrestriebe noch übermäßig gesteigert wird. — Für den Zweck dieser Mittheilungen genügt es indessen zu konstatiren, daß ich jedesmal, wenn ich eine dieser Pflanzen (meist 10—20 Jahre alte Stöcke) mit Eisenvitriol düngen ließ, auch kräftiges Ergrünen der vorher chlorotischen Blätter eintreten sah. Der oben schon angedeuteten allgemeinen Regel entsprechend sind auch hier die ersten Blätter des ahrestriebes normal grün, worauf einige partiell chlorotische und zuletzt nur noch ganz chlorophyllfreie Blätter folgen, was zumal bei den enorm langen Sprossen der Wisteria Ende August und September recht auffallend ist. Düngt man nun bald nach dem Erscheinen der ersten weißen Blätter, etwa Mitte Juli, mit Eisenvitriol, so kann man zuweilen schon nach 5—6 Tagen die Wirkung an Blättern bemerken, die 4—6 m von der Erdoberfläche entfernt sind. — Bei Aristolochia tomentosa sowohl wie bei Wisteria sinensis machte ich wieder die Erfahrung, daß, wenn das gedüngte Bodenareal nicht umfangreich genug ist, auch die Wirkung im nächsten Jahr unbefriedigend ausfällt, indem auf zahlreiche nunmehr grüne Blätter der Sprosse, später (im Juli und August) chlorotische an denselben Sproßachsen folgen, offenbar, weil die Saugwurzeln unterdessen über das gedüngte Areal hinausgewachsen sind. — Dagegen sind nun aber diese Schlingpflanzen auch recht geeignet zu zeigen, wie die im Herbst erst (etwa Anfang November) vorgenommene Eisendüngung sich im nächsten Frühjahr durch die Bildung neuer, dunkelgrüner Blätter geltend macht.

III. Topf- und Kübelpflanzen.

Aus dem über die Freilandpflanzen Mitgetheilten ist ersichtlich, daß die nachhaltige Wirkung der Eisendüngung ganz vorwiegend davon abhängt, ob das gedüngte Bodenareal auch groß genug ist, um die eigentlich in Betracht kommenden Saugwurzeln zu umfassen, die vorwiegend eben im Umfang des gesammten Wurzelsystems liegen und den Umfang desselben auch durch ihr Längenwachsthum beständig erweitern. Ich habe schon erwähnt, daß hierin eines der wichtigsten Hindernisse der gründlichen und dauernden Heilung der Chlorose zumal großer Pflanzen (Bäume, Sträucher)

zu suchen ist, weil man eben in einem Garten nicht immer ein hinreichend großes Areal zur Düngung benutzen kann.

Bei Pflanzen in Töpfen und hölzernen Kübeln fällt dieser Übelstand weg. Das Areal der Oberfläche, unter welcher sich die Wurzeln befinden, ist sehr klein und wird sogar nach unten hin noch kleiner. Die Wurzeln, bei ihrem Streben radiär vom Stamme hinweg sich auszubreiten, stoßen an die Innenseite der Topf- oder Kübelwand und wachsen nun, dicht gedrängt, in horizontalen Spiralen an dieser herum; ebenso bedecken sie den Boden des Topfes. Wer zahlreiche ältere Topfpflanzen ausgetopft hat, weiß, daß dieses Wurzelgeflecht oft eine so dichte Schicht bildet, daß die davon umschlossene Erde garnicht mehr zu sehen ist; und gerade diese Wurzeln sind es, die aus dem Wasser, welches der Gärtner aufgießt, die Mineralstoffe und mit diesen auch das nöthige Eisen aufnehmen.

Gießt man nun eine verdünnte Lösung von Eisenvitriol auf die Oberfläche des Gefäßes, und zwar so reichlich, daß sie auch an der Innenseite des letzteren hinabläuft, also das beschriebene Wurzelgeflecht durchtränkt, wobei auch die poröse Wand des Topfes selbst sich kapillar vollsaugt, so kommt also das Eisen direkt mit den Saugwurzeln in Berührung und das von der porösen Topfwandung aufgesogene Quantum bildet gewissermaßen einen Reservevorrath. Diese unmittelbare Berührung der Eisenlösung mit den Wurzeln mahnt andererseits aber auch zur Vorsicht, weil eine zu konzentrirte Lösung die Wurzeln tödten könnte. Wie stark die Verdünnung sein muß, habe ich noch nicht näher untersucht, glaube aber, daß 2—3 g Eisenvitriol auf 1 Liter Wasser nicht gefährlich ist, wenn man einen Topf oder Kübel im Sommer nur ein- bis dreimal mit längeren Zwischenzeiten begießt. — Bei der hier bestehenden Unsicherheit halte ich es daher für das Beste, auch bei Topf- und Kübelpflanzen nicht Eisenlösungen, sondern den krystallisirten Eisenvitriol in Form von Pulver und gröberen Stücken anzuwenden. Ich lasse die Erde der Gefäße auflockern, so tief als möglich, den Vitriol einstreuen, die Erde zudecken und festdrücken und dann in der gewohnten Weise die Pflanzen mit Wasser begießen. Da dieses rasch durchläuft, so kann höchstens eine sehr schwache Eisenlösung die Wurzeln treffen, und wenn sich in dem von der Erde selbst zurückgehaltenen Wasser um die Vitriolkörnchen herum eine konzentrirtere Lösung bildet, so wird das in ihr enthaltene Eisen von der Erde absorbirt und nur dann nutzbar, wenn neue Wurzeln sich bilden und in die absorptiv mit Eisen gesättigten Erdtheile hineinwachsen. Man kann daher recht beträchtliche Quantitäten Eisenvitriol anwenden, auf einen Blumentopf mit 1 Liter Erde 40—50, selbst 100 g, zumal wenn der größere Theil aus groben Stücken von Erbsengröße und mehr besteht. Besondere Feinheiten sind also nicht nöthig, und wenn man das Verfahren einem Gartengehilfen oder nur einem verständigeren Arbeiter gezeigt und erklärt hat, so ist eine Schädigung der Pflanzen nicht zu befürchten.



Daß man auf diese Art recht erfreuliche Resultate erzielen kann, erfuhr ich im Frühjahre 1888, nachdem ich Ende September 1887 durch einen Arbeiter eine größere Zahl von Topfpflanzen mit Eisenvitriol in der eben beschriebenen Art hatte düngen lassen. Die Pflanzen hatten den Sommer über im Freien gestanden, wurden Ende September in die Gewächshäuser zurückgestellt und Ende Mai 1888 wieder in freier Luft in Gruppen aufgestellt, wo nun das Resultat der vorjährigen Düngung beobachtet werden konnte, nachdem die gedüngten Pflanzen überwintert hatten. Die Pflanzen waren zwar nicht vollständig chlorotisch, hatten aber während des Sommers 1887 einige oder viele neue Blätter gebildet, die hellgrün oder völlig weiß waren; als sie nun im Frühjahr wieder ausgeräumt wurden, waren diese chlorotischen Blätter vollständig ergrünt, sofern sie bei der Düngung noch jung und gesund gewesen, oder es hattten sich bereits neue grüne Blätter gebildet, oder endlich die nun erst nach dem Ausräumen entstandenen Blätter kamen satt grün zum Vorschein.

Von den so behandelten, durch Eisendüngung von der Chlorose geheilten Pflanzen nenne ich hier folgende

I. in irdenen, großen Töpfen:

Heptapleurum pulchrum, zwei mannshohe Exemplare,
Saurauja pubescens, zwei verzweigte 1—1,5 m hohe Exemplare,
Ficus Sycomorus, ein etwa 1 m hohes Exemplar,
Ficus Carica, vier circa 1 m hohe Pflanzen,
Cecropia palmata, eine Pflanze,
Geitonoplesium angustifolium (Schlingpflanze) ein Exemplar;

II. in großen hölzernen Kübeln:

Idesia polycarpa, ein alter, etwa 2,5 m hoher Baum,
Citrus limonum, ebenso, zwei Pflanzen,
Punica granatum, ebenso, zwei Pflanzen.

Ich denke, diese Mittheilungen werden den praktischen Pflanzenzüchtern zeigen, daß nach dem von mir beschriebenen Verfahren chlorotische Pflanzen leicht und ohne namhafte Kosten von ihrer Krankheit zu heilen sind. — Pflanzenphysiologen aber werden manche Thatsache hier verzeichnet finden, die einer genaueren wissenschaftlichen Untersuchung werth ist und neue Aufklärungen über das Verhalten der mineralischen Nährstoffe in der Erde, über ihre Aufnahme durch die Wurzeln und ihre Bewegung in den leitenden Geweben der Pflanzen verspricht, vorausgesetzt, daß man nicht glaubt, derartige Fragen in 4—6 Wochen entscheiden zu können.

Würzburg, 30. September 1888.

XX.

Über die Funktion der Zellstofffasern der Caulerpa prolifera.

Von

F. Noll.

Die feinen Zellstofffäden, welche das Innere der Caulerpen durchsetzen, sind besonders durch die Kontroversen, die sich bezüglich des Zellhautwachsthums daran knüpften, allgemeiner bekannt geworden. Die genauere Kenntniß beschränkt sich aber neben einigen Angaben über ihre erste Entstehung fast ausschließlich auf ihren anatomischen Aufbau, zumal den Verlauf der sie zusammensetzenden Celluloseschichten. Über ihre physiologische Funktion sind nur vermuthungsweise Erklärungen aufgestellt worden, die sich nicht auf exakte Versuche stützend, keine Beweiskraft beanspruchen können. Sie erblicken in den Fasern mechanische Verstärkungen, gleichsam Sprießen des verhältnißmäßig geräumigen Hohlkörpers, den der Celluloseschlauch dieser Siphonee darstellt.

Auf den ersten Blick scheint dies der eigentliche Beruf des Fasergerüstes zu sein; sobald man aber die Festigkeitsverhältnisse der Pflanze einmal genauer darauf hin untersucht, stellt sich das Unbefriedigende einer solchen Interpretation sehr fühlbar heraus. So findet man die lebendige frische Pflanze im Meer keineswegs so starr und fest, wie es ein dichtes festes Netz von Cellulosebalken erwarten ließe. Die Pflanze ist äußerst geschmeidig und biegsam. Nach kurzem Verweilen in der Luft, wobei durch Verdunstung und Konzentrirung des äußerlich anhängenden Seewassers der Pflanze Wasser entzogen, ihr Turgor herabgesetzt wird, kollabirt dieselbe auch in Seewasser, obgleich ihre Organe nur wenig schwerer sind als dieses[1]. Erst wenn der Turgor wieder zu steigen beginnt, richten sich die Blätter wieder auf. Starke Verwundungen, die ebenfalls den Turgor herabsetzen, bewirken ein gleiches Zusammensinken der aufrechten Theile. Injizirt man dann durch die Wunde eine Flüssigkeit unter starkem Druck,

---

1) Wären die Zellstofffasern nur eine einigermaßen wirksame mechanische Stütze, dann müßten sie das geringe Gewicht aufrecht halten.

wie ich dies mit Farbstofflösungen ausführte, so werden alle Theile wieder momentan straff und fest. Es ist also auch hier wie bei den krautartigen cellulären Pflanzen der Turgor, in Verbindung mit der durch ihn bewirkten Membranspannung, welche den aufrechten Wuchs und die Festigkeit der Formen bestimmen, nicht aber das Cellulosesystem an sich.

Diese schon äußerlich zu machenden Wahrnehmungen führen zu dem Schluß, daß das sehr dichte Netzwerk von Zellstofffasern im Innern aus verhältnißmäßig sehr weicher Masse gebildet sein müsse, und dies bestätigt eine mikroskopische Untersuchung vollauf. Die Fasern geben sich schon beim Schneiden als weiche biegsame Gebilde zu erkennen, die dem Messer leicht ausweichen und die auf dem Objektträger von daran stoßenden Luftblasen oder kleinen Thieren, Infusorien u. s. w. jederzeit leicht gebogen werden. Zudem zeigt auch ihre ganze Anordnung in der Pflanze, daß sie zur Sprießung der äußeren Wand einen durchaus unzweckmäßigen Verlauf nähmen. Sie sind nämlich mannigfach verkrümmt und mit einander verwachsen und gar nicht so angeordnet, daß sie einen äußeren Druck auf ein festes Widerlager übertragen oder auf größere Räume vertheilen können. Besonders findet man in den Blättern die Fasern nicht geradlinig die gegenüberliegenden Wandungen verbindend, sondern fast regelmäßig (bei ausgewachsenen Blättern) in S-förmigem Verlauf.

Ein äußerer Druck würde also nach Überwindung der Turgorspannung auf keinen erheblichen Widerstand seitens des Cellulosegerüstes stoßen, sondern das ganze System einfach verbiegen. Die Pflanze kommt aber zudem wohl nur in seltenen Fällen in die Lage, durch einen äußeren lokalen Druck affizirt zu werden, da dieselbe vornehmlich den Mulm und Schlick größerer stiller Tiefen bewohnt, wo die Bewegung der Wogen für gewöhnlich sich nicht mehr fühlbar macht. Nur in ganz stillen geschützten Buchten wie in dem Hafen von Miseno fand ich die Pflanze vereinzelt nahe dem Meeresspiegel.

Aus alledem geht hervor, daß es bei der Bildung des eigenartigen Cellulosegerüstes nicht auf die mechanische Funktion der Sprießung abgesehen ist, sondern daß jenem Gerüstwerk wesentlich andere Aufgaben zufallen. Die erste Andeutung, worin diese bestehen könnten, erhielt ich bei den Färbeversuchen mit Berliner Blau [1]). Es zeigte sich dabei nämlich, daß dieser Farbstoff nicht allein die äußere Wandung in ihrem vollen Umfang imprägnirt, sondern noch eine weite Strecke in den Fasern vordringt. Diese rasche Beweglichkeit von Salzlösungen, die getrennt zur Erzeugung des Berliner Blaus verwandt wurden, wird noch deutlicher, wenn man ein Hinderniß beseitigt, das der Bildung des Farbstoffes dort entgegensteht. Das Plasma der Caulerpa reagirt im Leben stark alkalisch; die in demselben

---

1) Vergleiche: Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abh. d. Senckenb. Naturf. Gesellschaft zu Frankfurt a./M. 1888. Bd. XV.

eingeschlossenen Cellulosefasern werden daher auch von alkalisch reagirender Flüssigkeit durchtränkt sein, welche bekanntlich die Bildung von Berliner Blau, so hier auf größere Strecken ins Innere verhindert. Wird das Plasma aber durch Jod getödtet, dann verschwindet allmählich die alkalische Reaktion und später angestellte Färbeversuche zeigen, wie überraschend weit die Salzlösungen in kurzer Zeit im Gerüst vordringen, und wie sie an den Verwachsungsstellen sich auf andere Fäden, die nicht direkt mit der Außenwand in Verbindung stehen, übertragen.

Es war daher die Frage zu untersuchen, ob die Fasern nicht in erster Linie als Leitungsbahnen für den Stoffwechsel dienen und ob sich Stoffe in denselben wesentlich rascher bewegen als durch die Plasmamasse selbst. Nur im letzteren Falle hätte die Einrichtung überhaupt eine Bedeutung und könnte man von dieser bestimmten Funktion der Fasern reden. Eine vergleichende Untersuchung zwischen der Leitungsfähigkeit der Fasern und der des Protoplasmas für sich läßt sich nun bei Caulerpa leicht ausführen, indem sich das letztere in großen Quantitäten aus Blättern und Rhizomen auspressen läßt.

Der sehr massig entwickelte und hoch differenzirte Plasmakörper der Pflanze ist reich an kleinen eingeschlossenen Stärkekörnchen und fettartigen Substanzen. Das Eindringen von Jod, sowie von Überosmiumsäure in das Plasma kann also leicht Schritt für Schritt verfolgt werden, sowohl im isolirten Plasma, als wenn dasselbe in situ verbleibt.

Unverletzte Theile der Caulerpa (Rhizome mit Blättern) wurden einige Zeit in Seewasser eingetaucht, welches Jod aufgelöst enthielt. Nach zwei Minuten wurde dann das Rhizom der inzwischen abgestorbenen Pflanze nach sorgfältigem Abspülen in reinem Wasser mit einem sehr scharfen Rasirmesser durchschnitten und die Schnittfläche mikroskopisch untersucht. Dieselbe ist ziemlich glatt, da der plasmatische Inhalt bei der Abtödtung etwas zu gerinnen scheint. Auf der Schnittfläche zeigt sich unter der Lupe unmittelbar danach ein deutliches Netz aus dunklen Linien, das sich bis in das Innere hineinzieht. Bei stärkerer Vergrößerung geben sich die dunklen Linien als Reihen von Stärkekörnchen zu erkennen, die in unmittelbarer Nähe der Gerüstfasern sich blau gefärbt haben. Dies ist, wie gesagt, in der Nähe der Fasern bis tief in das Innerste geschehen, während alle Stärkekörnchen die etwas weiter von Fasern entfernt liegen, noch ungefärbt sind, auch wenn sie in geringer Entfernung von der peripherischen Wand liegen. Dieser Versuch lehrt, daß das Jod also außerordentlich viel rascher in dem Cellulosegerüst vorgedrungen ist, als in dem Protoplasma selbst.

Andere unverletzte Caulerpa-Theile wurden in Seewasser gebracht, dem einige Tropfen Überosmiumsäure zugesetzt worden waren. Nach wenigen Minuten zeigte sich hier das Protoplasma bei mikroskopischer Untersuchung dicht an den Zellstofffasern schwarzgrau gefärbt.

Auch in gasförmigem Zustande dargeboten ergaben Jod und Über-

osmiumsäure dieselben Resultate. Es war dieser Versuch mit Gasen natürlich in seinem Ergebniß so vorauszusehen, da ja beide Stoffe auch hier in wässeriger Lösung auf die Pflanze einwirkten, wobei es natürlich ganz gleichgiltig ist, ob die Stoffe vorher in flüssiger, fester oder gasförmiger Gestalt existirten[1]).

Um daneben einen Maßstab für das Vordringen derselben Stoffe in dem Plasma selbst zu haben, wurden kleine Klümpchen desselben auf einen Objektträger gebracht und mit einem Deckgläschen fest angepreßt, so daß ein kleiner flacher Kuchen gebildet wurde. Vom Deckglasrand her wurde dann Jod-Seewasser oder Überosmiumsäurelösung zugefügt und das Ganze in einer feuchten Kammer, die mit den entsprechenden Dämpfen gefüllt war, aufbewahrt. Von Zeit zu Zeit wurde unterm Mikroskop mittels des Okularmikrometers gemessen, wie weit die färbenden Stoffe vorgedrungen waren. Dieselben bewegten sich in dem Plasma äußerst langsam weiter, dergestalt, daß derselbe Weg, der in den Cellulosefasern in einigen Minuten zurückgelegt worden war, hier erst in 24 und mehr Stunden gemacht wurde.

Daraus geht hervor, daß die Fasern leicht passirbare Bahnen für den Stoffaustausch bilden, während derselbe durch das Plasma hindurch viel schwieriger sich vollzieht.

Es muß allerdings betont werden, daß dieses Ergebniß mit todtem Plasma gewonnen worden ist, dem vielleicht eine andere Durchlässigkeit zukommt, als dem lebendigen, welches letztere zudem noch bei Caulerpa in steter Bewegung begriffen ist. Diesem Einwand durch andere Versuchsanstellung zu begegnen ist mir nicht gelungen, da sich kein brauchbares, und unzweideutige Resultate lieferndes Verfahren finden ließ, das diese Fragen an der lebendigen Pflanze entscheiden konnte. Es ist aber wahrscheinlich, daß die an dem todten Plasma gewonnenen Ergebnisse nicht sehr weit abweichen von den Verhältnissen, wie sie sich im Leben darbieten. Daß eine kolloidale Emulsion, als welche sich das Protoplasma physikalisch darbietet, osmotisch nicht sehr durchgängig ist, das deutet das Protoplasma lebender Zellen in vielen Fällen selbst an. Dann lehrt aber auch die Beobachtung, daß im Innern des Rhizoms Protoplasmaströme weite Strecken durchwandern, ohne mit der Außenwand in Berührung zu kommen. Die Geschwindigkeit, mit der diese centralen Ströme forteilen, ist oft größer, als die der peripherischen Ströme, und deutet auf

1) Da alle submersen Gewächse bei ihrer Ernährung (Assimilation, Athmung) auf die Diffusionsfähigkeit von Lösungen in Flüssigkeit angewiesen sind, die bekanntlich viel geringer als die der Gase ist, so muß bei ihnen die Oberfläche im Verhältniß zur Körpermasse eine größere sein, als bei den Landpflanzen, die mit den Gesetzen der Gasdiffusion zu rechnen haben. Bei letzteren kann das Verhältniß nicht nur ein ganz anderes zu Gunsten der Körpermasse sein, sondern muß es auch schon wegen der Verdunstung sein.

eine lebhafte Sauerstoffzufuhr in das Innere hin. Da die Protoplasmaströme im Innern längs der Fasern hinfließen, sie als Stütze benutzend, so kann der Stoffaustausch bei der großen Kontaktfläche recht ergiebig sein. — Bei der nachgewiesenen leichten Beweglichkeit durch die Cellulosefasern wird ein Überschuß an Kohlensäure und ein Mangel an freiem Sauerstoff (und bei der Assimilation umgekehrt) durch die Fasern mit der Umgebung leicht ausgeglichen werden können; denn die Fasern stehen direkt oder indirekt mit der Außenwand in fester Verbindung. Die Lebhaftigkeit, mit welcher sich alle Vorgänge im Innern des dicken Rhizoms abspielen, drängt dem Beobachter die Überzeugung auf, daß die im Innern fließenden Plasmatheile mit Sauerstoff und allen von außen gebotenen Lebensbedingungen gerade so gut versorgt werden, wie die der Außenwand anliegenden: Die Fasern stellen sozusagen eine Fortsetzung der Außenwand in das Innere dar. Das Fasergerüst ermöglicht also erst die hohe innere Differenzirung des Protoplasmakörpers einer Caulerpa[1]) auf doppelte Weise, einmal als Stütze, als Klettergerüst für die Plasmaströme, und weiterhin als Zu- und Abfuhrstraße für die Stoffe, die das Leben braucht und ausscheidet.

Es ist von Interesse zu sehen, daß von allen Siphoneen nur die Caulerpen mit ihrem Fadengerüst eine so hohe innere Differenzirung erreichen; alle anderen sind in Gestalt dünner cylindrischer Fäden mit wandständigem Protoplasmabelag entwickelt. Selbst die umfangreichen Körper der Codien (Codium bursa, Codium tomentosum) wie Dasycladus, Udotea, sind alle aus dünnen Fäden gebildet, die filzartig verwoben nur scheinbar einen kompakten Vegetationskörper bilden. Valonia macrocarpa, eine Siphonee, die ovale bis nußgroße Körper bildet, besitzt eine zu ihrer Größe minimale Quantität wandständigen Protoplasmas; das geräumige Innere ist von Zellsaft erfüllt, der in einer oder mehreren Vakuolen vorhanden ist.

Diese durchgängig hervortretende Thatsache ist keine zufällige; sie muß ihren tieferen Sinn haben. Aus derselben scheint mir aber hervorzugehen, daß für das pflanzliche Plasma von Vegetationsorganen die Nothwendigkeit vorliegt, in dünner Schicht mit der Außenwelt möglichst in direkte Verbindung zu treten. Mittels der Zertheilung in einzelne dünne

1) Eine richtige Vorstellung davon bekommt man nicht durch Verarbeitung von Alkoholmaterial, da dasselbe gänzlich verändert wird. Überraschende mikroskopische Bilder liefert jedoch Celluloidinmaterial, das in geeigneter, allerdings sehr zeitraubender Weise verarbeitet werden muß. Die frischen Caulerpen müssen nach Tödtung mit Überosmiumsäure oder Jod in einer Mischung von verdünntem Alkohol und Glycerin zuerst einen Tag bewahrt werden und dann durch 10 Tage hindurch in immer stärkeren, zuletzt in absoluten Alkohol eingelegt werden, um dann langsam in immer konzentrirtere Celluloidinlösungen übergeführt zu werden. Die Prozedur nimmt 14 Tage in Anspruch, liefert aber dafür auch außerordentlich naturwahre Dauerpräparate.



Fäden wird dieser Zweck gut erreicht[1]). Bei Caulerpa, wo bei stattlichen Körperdimensionen dichte Protoplasmamassen ohne feinere Zergliederung eingeschlossen sind, ersetzen die in das Innere eingesenkten Cellulosefäden sozusagen die Zerlegung in dünne Fäden. Statt Cellulose ausstülpungen in das Nährmedium, wie bei Codium, haben wir Cellulose einstülpungen, die aber vermöge ihrer außerordentlichen Durchgängigkeit dem Stoffwechsel fast dieselben Dienste leisten, wie die häufigere Zertheilung in dünnen Fäden. Es sind meiner Auffassung nach die Fasern direkte Fortsetzungen der stoffausgleichenden Außenwand: Statt ausgestülpter Berührungsflächen sind eingestülpte gebildet, die biologisch im Prinzip dasselbe leisten.

Die Caulerpen repräsentiren deshalb denjenigen Typus der Cöloblasten der in seiner äußeren Erscheinung den cellulären höheren Pflanzen am nächsten kommt; bei ihnen ist die höchste innere Differenzirung erreicht, die überhaupt bei nichtcellulärem Bau möglich ist.

Die Cellulosefasern ersetzen in gewisser Beziehung also auch die Zellhautbildungen der cellulären Pflanzen. Diese letzteren, nach einem ganz anderen Grundplan, eben dem cellulären entwickelt, erreichen durch diesen die höchste bekannte Differenzirung, da zugleich durch Abkammerung in einzelne, von Cellulose umhüllte Zellen eine weitgehende Arbeitstheilung erzielt wird.

Die Siphoneen zeigen aber deutlich, wie dies Sachs schon klar ausgesprochen, daß der Begriff »Zelle« des Nimbus, den er so lange genossen, entkleidet werden muß, daß die Differenzirung des Gesammtplasmas in Zellen eine physiologisch-biologische Einrichtung, nicht aber eine morphologische Grunderscheinung ist.

Es kommt, wie alle Cöloblasten, auch die Plasmodien (und viele thierische Gewebe) zeigen, gar nicht auf das Vorhandensein dieser Differenzirung in einzelne Zellen an, sondern lediglich auf eine protoplasmatische Grundsubstanz, welche von Kernen erfüllt und zu Lebensfunktionen angeregt wird. Bei den Cöloblasten, bei welchen die Wirkungssphäre der kleinen Kerne eine sehr beschränkte zu sein scheint, ist der Plasmakörper von einer großen Anzahl derselben ganz durchsetzt.

Bei Cladophoren erfolgt eine Abtrennung des Plasmakörpers durch einzelne Scheidewände in größere vielkernige Kammern. Die denkbar weitest gehende innere Differenzirung ist dann die, wo der ganze Plasmakörper in Partien getheilt ist, die, nur einen Kern enthaltend, die kleinsten noch lebensfähigen Einheiten darstellen. Diese Grenze, welche nicht nur eine fast unbegrenzte Arbeitstheilung und Funktionsdifferenzirung ermöglicht, sondern zugleich eine Lebensfähigkeit außerordentlich dicker Vegetationskörper möglich macht, — diese Grenze der Differenzirung

1) Wie bei den cellulären Pflanzen durch die Zerlegung in einzelne Zellen mit Hilfe der Zellwände. Vergl. Sachs, Vorlesungen II. Aufl. p. 235.

treffen wir bei den Gewächsen, die sich deshalb in solcher Mannigfaltigkeit zu den »höheren« entwickeln konnten, fast durchweg an. Auf Grund der großen Häufigkeit der Erscheinung einzelner einkerniger Zellen hat sich dann der Satz fast wie ein Dogma herausgebildet, daß alle Lebewesen aus »Zellen« bestehen, und die wissenschaftliche Begriffsfassung hat sich schon viele Mühe gegeben, die einfacheren, aber später bekannt gewordenen Verhältnisse, wie sie die Cöloblasten aufweisen, mit dem überkommenen, dogmatisch angehauchten Begriff »Zelle« in Einklang zu bringen.

Die Natur selbst aber deutet darauf hin, daß in den einkernigen Zellen nichts weiter vorliegt als die abgegrenzten kleinsten noch lebensfähigen Plasmaportionen, die durch ihre Abgrenzung besondere Einzelfunktionen verrichten können, in ihrer Gesammtfunktion sich aber als untergeordnete und abhängige Glieder des Gesammtkörpers darstellen, wie die Physiologie in Hunderten von Fällen klar lehrt. —

Die Cellulosefasern der Caulerpa ermöglichen, wie wir gesehen, eine innerliche Differenzirung eines massig entwickelten Plasmakörpers auf eine von der Zellkammerung ganz verschiedene Weise, nämlich durch Schaffung eines Fasergerüstes im Innern. Es ist aber klar, daß durch ein solches nicht eine so ausgesprochene Arbeitstheilung je erreicht wird, wie durch Kammerung des Protoplasmakörpers. Das Gerüstsystem, das ich dem Kammerungssystem als zur Lösung ähnlicher Aufgaben dienend gegenüber stellen möchte, zeigt seine höchste Leistungsfähigkeit in den zwar reich gegliederten und oft mächtigen Caulerpen. Was sind aber diese höchsten Vertreter nichtcellulärer Pflanzen gegen die Formen der phanerogamischen Pflanzenwelt, in der die celluläre Struktur ihre höchsten Triumphe feiert.

XXI.

Über den Einflufs der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen.

Von

F. Noll.

(Hierzu 2 Figuren in Holzschnitt.)

Unter den Pflanzen, welche eine morphologische Gliederung in Stamm, Wurzel und Blatt aufweisen, sind die Siphoneen als Cöloblasten besonders interessant. Trotz ihrer Mannigfaltigkeit in der äußeren Erscheinung, trotz der oft beträchtlichen Größe des ganzen Individuums besteht ihr Plasmakörper nur aus einer einzigen zusammenhängenden Masse, die in einer einzigen peripherischen Cellulosehülle eingeschlossen ist. Eine Abtheilung des Protoplasmas in einzelne kleine Portionen, die eine weitgehende Arbeitstheilung ermöglicht und die wir bei allen höheren Pflanzen, die eine ausgeprägte morphologische Gliederung in verschiedene Organe besitzen, zu finden gewohnt sind, fehlt hier vollständig. Nicht einmal die verschieden geformten und verschieden funktionirenden Seitenorgane, Blätter und Wurzeln sind durch Scheidewände von der Achse getrennt, sondern lediglich besonders charakterisirte Ausstülpungen der allgemeinen Wandung.

Bei einfacher gebauten Siphoneen, wie Derbesia und Bryopsis sind alle Organe in Gestalt grüner cylindrischer Schläuche ausgebildet. Bei den Caulerpen, welche die größten Dimensionen unter den Siphoneen erreichen, oft meterlange kriechende Stämmchen und fußlange, oft gefiederte oder fein zertheilte Blätter besitzen, erreicht die Differenzirung in der äußeren Erscheinung ihren Höhepunkt. Das, die Chlorophyllkörper und die Zellkerne mit sich führende Körnerplasma ist bei diesen Pflanzen geradezu ein Gemeingut aller Organe; in beständiger, oft sehr rascher Bewegung wandert es von einem Organe in das andere, bald abwärts in eine Wurzel, bald aufwärts in Stamm und Blätter. Das einem jeden Organe eigene nicht wechselnde Plasma liegt nur in einer dünnen Schicht der Zellwand an, der Hautschicht. Auf diese interessanten Verhältnisse und die sich daraus ergebende Einsicht in die wichtige Rolle, welche die Hautschicht der Pflanzen

als reizauslösende und gestaltende Substanz spielt, habe ich an anderem Orte schon ausführlicher hingewiesen[1]).

Auch in anderer Hinsicht schien mir der, durch seine große Einfachheit Aufschlüsse über das Wesen des pflanzlichen Individuums versprechende Bau der Siphoneen näherer Betrachtung werth zu sein: so besonders rücksichtlich des Einflusses äußerer Einwirkungen auf die Gestaltung. Die letztere ist zwar wie gesagt bei vielen Siphoneen höchst einfach, so daß man bei Betrachtung eines isolirten Organes sehr leicht im Zweifel sein kann, ob das vorliegende Bruchstück von einer Wurzel, einem Stämmchen oder einem Blattschlauche stammt. Dennoch sind alle diese Organe (beispielsweise einer Bryopsis) auf das allerbestimmteste charakterisirt und zwar durch ihr physiologisches Verhalten, ihre Anisotropie.

Für diese letztere kommt bei den Meeresalgen vornehmlich der Heliotropismus in Betracht; der Geotropismus spielt bei der Meeresflora nur eine sehr untergeordnete Rolle. Der Geotropismus aber bewirkt, daß die Wurzeln in das Substrat eindringen, daß die Stämmchen und Blätter, dem Lichte in verschiedenen Lagen zustrebend, nach oben wachsen.

Wie sich der, die Anisotropie bestimmende Einfluß in einem konkreten Falle geltend macht, zeigt die Betrachtung einer Bryopsis muscosa Lam. (Fig. *A.*, S. 469), welche sich vorzüglich zu organoplastischen Untersuchungen verwenden läßt. An dem aufrechten Stämmchen entspringen gegen die Spitze zu die sog. Blattfiederchen, Schläuche, die sich etwa unter 45° vom Stämmchen in zwei Reihen abzweigen. Am unteren Theile der Pflanze stülpen sich die Wurzelschläuche aus, die lichtscheu in das Substrat dringen und nach Art der Wurzelhaare höherer Pflanzen mit den Bodentheilchen fest verwachsen. Stämmchen und Blattschläuche zeigen diese Reaktion gegen Berührungsreize nicht.

Daß die normal sich darbietende Anisotropie keine zufällige ist, sondern eine unter dem Einfluß äußerer Kräfte angenommene, erkennt man leicht, wenn man ein Pflänzchen zwingt, wagrecht auf dem Boden zu liegen. Dann erhebt sich das fortwachsende Stämmchen an seiner Spitze, die Blattfiederchen wachsen unter ihrem Grenzwinkel wieder schräg aufwärts und die Wurzelschläuche abwärts in den finsteren Boden. Der Umstand, daß bei fast fehlender anatomischer Verschiedenheit der Organe der physiologische Charakter derselben doch so scharf ausgeprägt ist, ließ die Siphoneen zu organoplastischen Versuchen ganz besonders geeignet erscheinen.

Die Hindernisse, welche bei höheren Gewächsen die spezielle Anatomie der Organe einer Umbildung entgegenstellt, kommen bei Cöloblasten ja

---

1) Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze. Naturwissensch. Rundschau 1888. Nr. 4 und Nr. 5. — Vergl. auch:

Tageblatt der Versammlung der Deutschen Naturforscher und Ärzte zu Wiesbaden. 1887. pag. 248.

ganz im Wegfall und es bleibt nur die eigenartige Reizbarkeit der Hautschicht zu überwinden und umzustimmen.

Versuche mit Bryopsis muscosa Lamour.

Die Versuche waren hier vornehmlich darauf gerichtet, durch Kultiviren der polar ausgebildeten Achse in umgekehrter Stellung die bisherige Polarität umzukehren. Es wurde mit anderen Worten versucht, ob aus der Stammspitze eine Wurzel, aus den Wurzelschläuchen eine Stammspitze zu erzielen sei. Zur Ausführung der Kulturversuche diente folgende Vorrichtung. In einem kleinen Seewasser-Aquarium [1]) mit rechteckigen Glaswänden wurde der Boden einige Centimeter hoch mit reinem Seesand bedeckt. In diesen wurden beiderseits offene Glasröhren vertikal fest eingesteckt, die weit genug waren, ein Bryopsis-Pflänzchen bequem aufzunehmen, und hoch genug, um dasselbe in vertikaler Stellung zu erhalten. Solcher Glasröhrchen ließen sich mit Bequemlichkeit 30 und mehr in einem kleinen Aquarium unterbringen. Aus frisch dem Meer entnommenen Bryopsisrasen wurden dann die kräftigsten Exemplare isolirt und mit der Spitze nach unten in die Glasröhrchen eingesenkt. Da die Wurzeln der Pflänzchen meist dicht verfilzt und mit der Unterlage verwachsen sind, und deshalb nicht unverletzt von einander zu trennen sind, so wurde zumeist das Stämmchen dicht an der Basis scharf abgeschnitten. Die hierdurch veranlaßte Wunde heilt in kürzester Zeit durch Bildung einer sie schließenden Membrankappe zu. Nur bei wenigen Exemplaren wurden vorsichtig die Wurzelschläuche in unverletztem Zustande isolirt und gelangten mit zur Beobachtung. (Es ist zwar als keine wesentliche Störung des Experimentes zu erachten, daß bei den meisten Pflänzchen die Wurzel einfach abgeschnitten wurde, denn es ist anzunehmen, daß der basale Stammtheil zur Wurzelbildung zunächst prädisponirt bleibt).

Nach dem Einbringen der Versuchsobjekte wurde der Wasserspiegel im Bassin so weit erhöht, daß die oberen Öffnungen der Röhrchen alle unter demselben ausmündeten; durch einen schräg auf denselben auftreffenden Wasserstrahl wurde für genügende Zirkulation und ausreichende Durchlüftung gesorgt. Der Behälter wurde in der Nähe eines Fensters ruhig stehen gelassen, während dicht daneben ein gleiches Bassin aufgestellt war, in dessen Röhrchen normal stehende Pflänzchen derselben Bryopsis Aufnahme fanden. Es war so jederzeit ein Vergleichsmaterial zur Hand, an dem sich eventuell die Anomalien, welche die Kultur unter veränderten Verhältnissen bewirkt, für sich erkennen ließen.

Nach einiger Zeit, während der die Kontrollpflanzen stark gewachsen

---

1) Diese Versuche sind auf der, dazu vorzüglich eingerichteten Zoolog. Station zu Neapel ausgeführt worden.

waren, wurden die umgekehrten Exemplare zur Untersuchung herausgenommen und zeigten sich folgendermaßen verändert.

Bei einer Anzahl derselben war die Spitze stark weitergewachsen, aber sie war abwärts in den Sand hinein verlängert, mit den Sandkörnchen innig verwachsen und gekrümmt, kurz in einen charakteristischen Wurzelschlauch umgewandelt. Auch die wenigen paarigen Blattfiederchen, die noch gebildet worden waren, waren zu Wurzeln ausgewachsen. (Vergleiche Fig. *B*, in der alle Zuwachse nach der Umkehr weiß gelassen sind.)

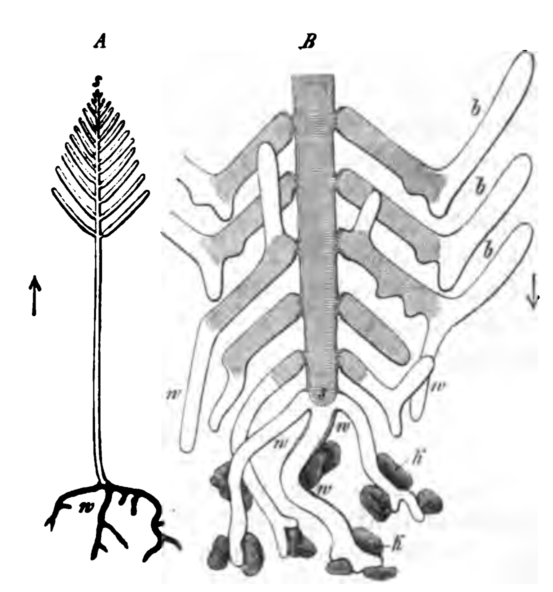


Fig. *A*. Aufrecht gewachsenes Pflänzchen von Bryopsis muscosa Lamour. (halb schematisch).

Fig. *B*. Spitze einer umgekehrten Bryopsis muscosa, deren Spitze sich in eine Wurzel umgewandelt hat. Der schraffirte Theil stellt die Größe der ursprünglich umgekehrten Pflanze dar, die nichtschraffirten Theile die Zuwachse in umgekehrter Lage. *w* Wurzelschläuche, *k* Sandkörnchen, mit denen letztere verwachsen sind. *b* Blattfiedern; *s* Stammspitze.

Eine andere Anzahl der Versuchsobjekte zeigte diese Umwandlung nicht, vielmehr war bei denselben der Gipfeltheil in scharfem Bogen aufwärts gekrümmt und in seine normale Richtung zurückgekehrt; er war Stamm geblieben.

Die Blattfiedern verhielten sich auch verschiedenartig. Scheinbar regellos war das fortwachsende Ende eines Theiles derselben an jeder Pflanze nach oben in die alte Richtung umgekehrt und hatte nach unten einige negativ heliotropische Ausstülpungen gebildet, die an manchen Stellen zu Wurzelschläuchen bereits ausgewachsen waren (s. Fig. *B*, *w*).

Andere Blattfiederchen dagegen, mit jenen untermischt, aber vornehmlich die am tiefsten gestellten, waren direkt in Wurzeln umgewandelt worden und drangen wie der Hauptstamm in den Sand, in mannigfachen Windungen mit Körnchen desselben sich vereinigend.

An der oberen basalen Schnittfläche, die wie erwähnt nach kurzer Zeit durch eine Wundmembran geschlossen worden war, hatte sich in den meisten Fällen ein aufwärts wachsender Schlauch gebildet, der in wenigen Fällen schon beginnende Fiederbildung zeigte. Wurzeln sah ich dort nie entstehen. Zu erwähnen ist jedoch, daß der Sproß niemals gleich senkrecht emporgewachsen, sondern immer schräg oder horizontal hervorgekommen war, dann aber sich in einem kurzen Bogen aufgerichtet hatte.

An den wenigen Exemplaren, welche unverletzte Wurzeln zu Beginn des Versuchs besaßen, waren diese theils direkt abwärts gekrümmt; zwei jedoch, welche bei der Umkehr gerade empor gerichtet waren, wuchsen nach kurzem Stillstand in dieser Richtung als Stämmchen weiter.

Um etwas Klarheit über die Ursachen des verschiedenartigen Verhaltens, besonders der Sproßspitzen zu erlangen, wurden weiterhin Pflänzchen mit Fäden auf flachen Glasplättchen (Objektträgern) befestigt und nahe der Scheibe des Bassins auf den Sand gestellt, um täglich genau in ihrem Wachsthum beobachtet werden zu können. Es stellte sich da heraus, daß es meist sehr rasch wachsende Pflänzchen sind, welche sich wieder aufrichten und als Sproßspitzen weiter wachsen, daß die in ihrem Wachsthum etwas aufgehaltenen dagegen sich zumeist in Wurzeln umwandelten.

Das verschiedene Verhalten läßt sich demnach in vielen Fällen dadurch erklären, daß bei längerer Dauer der inversen Lage der neue Einfluß der äußeren Faktoren die Prädisposition[1]) überwältigen konnte, während bei der raschen Rückkehr schnell wachsender Pflänzchen in die Normalstellung der Induktion keine Zeit gelassen war, die vorhandene Prädisposition zu überwinden.

Versuche mit Caulerpa prolifera Lamour.

Die Experimente, welche mit dieser in vielen Beziehungen höchst interessanten Alge angestellt wurden, waren der Frage gewidmet, ob die Lage derselben, also die Richtung zu Schwere und Licht, von Einfluß auf den Ort der Neubildungen ist. Die große Regenerationsfähigkeit dieser Siphonee ist hinreichend bekannt und von Wakker in der letzten Zeit noch einmal näher beschrieben worden[2]), wobei dieser Autor gelegentlich auch auf die hier gestellte Frage eingegangen ist. Daß die wenigen von ihm angestellten Beobachtungen, die zudem an unzweckmäßig behandelten Objekten vorgenommen waren, nicht zu den abgeleiteten Schlüssen berechtigen, habe ich in einem Referat über diese Arbeit in der Botanischen Zeitung schon betont. Die Berechtigung der damals ausgesprochenen Zweifel bestätigen nun meine eigenen, mit dieser Pflanze vorgenommenen Experimente ausnahmslos, indem sich eine Abhängigkeit der Organanlagen von äußeren Momenten auf das deutlichste kundgab.

Die beinahe cylindrische Hauptachse dieser Pflanze wächst dem Substrat angeschmiegt oder ihm wenig eingesenkt an der Spitze stetig fort. Nicht weit von der letzteren entfernt entstehen auf der Unterseite die Wurzelausstülpungen, die sich im Substrat reich verzweigen, auf der Oberseite

---

1) Vergl. Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane in den Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg Bd. II, 3. Heft pag. 452 u. ff.

2) Wakker, Mededeel. Kon. Akad. Wetenschapp. Amsterdam 1886.

dagegen die zunächst cylindrischen, sich weiter oben flächenförmig ausbreitenden Ausstülpungen, die physiologisch und ihrer Gestalt nach Laubblättern entsprechen und die deshalb nach SACHS' Vorgang kurzweg so genannt werden sollen[1]).

Wurzelanlagen und Blätter fand ich meist nicht der obersten und untersten Mittelkante des Rhizoms entspringend, sondern in zwei genäherten Orthostichen zu beiden Seiten derselben. Die einzelnen Blätter tragen, besonders wenn ihr Wachsthum früh aufgehört hat, durch Sprossung auseinander hervorgehend oft noch eine ganze Reihe Blätter über einander.

Wird ein Blatt von der Pflanze abgeschnitten, so zieht sich das die Chlorophyllkörper führende Plasma rasch von der Wunde zurück, während sich eine zähflüssige gelbe Masse, die in Berührung mit Seewasser rasch fest wird, an der Wunde ansammelt und den ersten Wundverschluß in Gestalt eines geronnenen Pfropfens liefert. (Die gelbe plasmatische Masse, die sich leicht zu elastischen Fäden ausziehen läßt, bildet einen quantitativ bedeutenden Inhaltsbestandtheil der Caulerpa, der einer näheren Untersuchung noch bedarf. Überall, wo eine kleine Verwundung eingetreten, auch da, wo ein abgestorbenes Glied von dem gesunden Organismus abgeschieden werden muß, sieht man die gelblichen Pfropfe als Verschluß dienen. Unter diesen findet dann ungestört die vollständige Vernarbung durch Bildung einer abschließenden Membrankappe statt.)

Werden abgeschnittene Blätter auf den Boden des Aquariums gelegt, dann sieht man sehr bald auf der oberen Seite der dunkelgrünen Blattfläche helle Pünktchen erscheinen, die sich als Vegetationspunkte entstehender Neubildungen herausstellen. Diese durchbrechen die alte Membran[2]), wachsen theils aufwärts, sich zu Blättern ausbreitend, oder biegen sich alsbald als Rhizome wagrecht um. Auf der Unterseite eines solchen Blattes findet keine Neubildung resp. Aussprossung junger Organe statt; auch Wurzeln fand ich dort nicht vor. An den Blättern kommt es, wie es scheint, überhaupt nicht zur Bildung starker normaler Wurzeln, sondern nur zur Bildung dünner Fäserchen, die immer ganz in der Nähe der Wunde entspringen.

Der Ort der Neubildung junger Achsen- und Blattsprosse ist aber in unzweideutiger Weise abhängig von der Lage des regenerirenden Blattes zu Schwerkraft und Licht. Die Blätter, an sich isolateral, sind auf beiden Seiten zu Neubildungen gleichmäßig befähigt. Um zu entscheiden, ob Schwerkraft oder Licht hier den überwiegenden Einfluß ausübt, wurde dieser Versuch in folgender Weise abgeändert.

Eine Anzahl Blätter wurden flach, auf Seesand liegend, in einem Behälter unter Lichtabschluß gehalten. Eine andere Anzahl wurde dagegen

1) SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Anmerkung 1 zur ersten Vorlesung.

2) Vergl. NOLL, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Habilitationsschrift 1887. (Abh. d. Senckenb. Naturforsch. Gesellschaft).



in ein Aquarium gebracht, dessen Glasboden eine Beleuchtung von unten gestattete, während dem Lichte von oben und von der Seite der Zutritt verwehrt war. Die Belichtung von unten wurde durch einen großen Spiegel, der unter 45° gegen das Fenster geneigt war, erreicht. Die Blätter waren auf kleine Holzpflöcke aufgespießt und schwebten dadurch frei im Wasser, eine Fläche nach oben, die andere nach unten gekehrt.

Das durch seine überzeugende Reinheit interessante Resultat mag in einer kleinen Tabelle zusammengestellt werden, in welcher die ersten Zahlen die einzeln zu dem Versuch besonders ausgesuchten Blätter, die noch keine Neuanlagen ursprünglich aufweisen durften, bezeichnen. Die zweite Kolumne giebt die Zahl der auf der unteren belichteten Seite entstandenen Aussprossungen an, die dritte Spalte sollte diejenigen aufnehmen, welche auf der beschatteten Oberseite entsprangen.

Blatt	Neubildungen	
	untere belichtete,	obere beschattete Seite.
I	12 (4)	0
II	21 (2)	0
III	27 (3)	0
IV	13 (1)	0
V	8 (3)	0
VI	23 (4)	0
VII	34 (7)	0
VIII	15 (3)	0
IX	7 (3)	0
X	19 (2)	0
XI	2 (2)	0
XII	15 (7)	0
Summa	196 (41)	0

Auf der belichteten Seite entstanden demnach 196 Neuanlagen, auf der dem Lichte abgekehrten Oberseite nicht eine einzige. Der Ort der Neubildung wird also vom Licht vornehmlich bestimmt.

Von den 196 Neubildungen waren nicht alle lebensfähig, sondern ein Theil derselben war auf jedem Blatte zu Grunde gegangen, eine Erscheinung, die bei der Regeneration im Aquarium häufig eintritt. Dadurch ist auch vielleicht die manchmal sehr große Zahl von Neubildungen auf einzelnen Blättern zu erklären; ein Umstand, der für den Versuch sonst recht günstig ist. Die wirklich lebensfähigen Anlagen, die sich gut weiter entwickelten, sind in der Tabelle in Klammern neben der Gesammtzahl angeführt.

Auch bei diesem Versuch unterblieb die Bildung großer charakteristischer Wurzeln. An den Wunden traten in manchen Fällen wieder kleine Wurzelfäserchen auf. Die neugebildeten Rhizome bewurzelten sich, auf dem Sand angekommen, in normaler Weise.

Die im Finstern untergebrachten zwölf Blätter brachten es nur auf drei Neubildungen im Ganzen, die alle rasch wieder zu Grunde gingen, alle aber auf der Oberseite erschienen waren. Die Zahl derselben ist zu gering, als daß man daraus den Schluß ziehen könnte, die Schwere hätte hier einen geringen Einfluß auf den Erscheinungsort ausgeübt. Es könnte in diesem Falle ebenso gut Zufall sein, daß die wenigen Aussprossungen gerade auf einer Seite entstanden.

Außer abgeschnittenen Blättern wurden zu Regenerationsversuchen in inverser und normaler Lage noch Rhizome benutzt, deren sämmtliche Blätter und Wurzeln entfernt wurden.

Es zeigte sich auch an diesen Rhizomen der bestimmende Einfluß des Lichtes wieder in auffälliger Weise, indem bei den umgekehrten, invers auf Seesand liegenden Rhizomen zwischen den alten Wurzelstummeln neue Blatt- und Rhizomsprosse gebildet wurden, auf der Unterseite in Berührung mit dem Sande aber normale Wurzeln. Die von unten her beleuchteten nicht invers gelegten Rhizome bildeten nun unten zwischen den Wurzeln neue Blätter, zur Wurzelbildung auf der Oberseite kam es jedoch nicht, vielleicht aus Mangel des Kontaktreizes, der für die Wurzelbildung bei Caulerpa, so viel ich aus allen meinen Kulturen ersehen konnte, von Bedeutung zu sein scheint.

Durch eine inverse Lage des Rhizoms gegen das Licht läßt sich demnach leicht eine Umkehrung der morphologischen Gliederung erzielen, indem auf der Wurzelseite alsdann Blätter, auf der Blätterseite in günstigen Fällen Wurzeln entstehen.

Die beiden Siphoneen bieten demnach ein außerordentlich plastisches Material dar, an dem es verhältnißmäßig sehr leicht gelingt, mit Hilfe äußerer Faktoren auf die Gestaltung einzuwirken. Ohne Zweifel tragen die so sehr einfachen Organisationsverhältnisse mit zu dieser Thatsache bei; sie sind aber doch keineswegs die wesentliche Veranlassung dazu. Der Punkt, auf den es vor allem hier ankommt, ist die Reizbarkeit der die Plastik bestimmenden Substanz, also der Hautschicht. Die Art und Weise, wie diese sich gegen Licht und Schwere verhält, welche Vorgänge sie einleitet, das hängt wohl in letzter Linie von molekularen Änderungen ab, welche die Richtung von Licht und Schwerkraftwirkung direkt oder indirekt veranlassen. Wir gelangen somit zu der Anschauung, dass der molekulare Aufbau der Hautschicht, die als das reinste, eigentliche unvermischte Plasma angesehen werden muß, abhängig ist von der Richtung und Stärke jener äußeren Einflüsse. An dieser Auffassung festhaltend, könnte man sich die kleinsten Theilchen von jenen Kräften abhängig denken, wie sich etwa die Physiker die Molekularlagerung eines Eisenstückes vom Magnetismus abhängig vorstellen. Nur hätten wir es bei der lebendigen Materie mit Umlagerungen zu thun, welche der Substanz andere spezifische Reizbarkeiten, z. B. andere lokale Oberflächenspannungen ertheilen, nicht

aber auf direkte Anziehung und Abstoßung hinauslaufen, wie beim Magneten.[1])

Das Wort Induktion, welches man ja schon für den bestimmenden Einfluß äußerer Wachsthumsreize anwendet, würde dann noch bezeichnender werden, und zu einem direkten Vergleich der todten Materie des Eisens mit der lebendigen des Plasmas herausfordern, einem Vergleich, von dem ich mir bewußt bin, daß er nur sehr oberflächlich sein kann, den ich aber doch herbeiziehen möchte, um gerade für das abweichende Verhalten der Pflanzensubstanz gegen richtende und formbestimmende Kräfte eine Analogie in todter Materie zu finden, deren Verhalten man theoretisch schon gut durchdacht hat. In der Substanz des Eisens kann durch Magnetismus ein polarer Gegensatz hervorgerufen werden, der je nach der inneren Disposition des Eisens verschiedenes Verhalten zeigt. Beim weichen Eisen leicht durch magnetisirende Kräfte zu induziren, verschwindet er leicht wieder und ist andererseits leicht umzukehren. Der Stahl dagegen nimmt die Polarität unter äußerer Einwirkung weniger leicht an, behält sie dann aber äußeren Einwirkungen zum Trotz hartnäckig bei. Denkt man sich zwischen die Pole eines Hufeisenmagneten ein weiches Eisenstück eingeschaltet, das sich nur langsam drehen kann, so wird bei der Umkehrung der Pole eine Umkehrung der Polarität in dem weichen Eisen eher stattfinden können, als die Drehung desselben zu erneuter Orientirung.[2]) Seine Polarität wird unter den neuen Verhältnissen dann einfach umgekehrt. Ein unter denselben Umständen eingeschaltetes magnetisches Stahlstück wird sich aber durch Drehung jedesmal neu orientiren, ohne seine eigene, durch langes früheres Magnetisiren gewonnene Polarität aufzugeben.

In den betrachteten Siphoneen haben wir nun Pflanzen kennen gelernt, die ähnlich dem weichen Eisen leicht von äußeren, das Wachsthum berührenden Faktoren modifizirt werden, deren Polarität, wie die Bryopsis muscosa zeigte, leicht mittels Umkehrung auch umgekehrt werden kann. Die langsam wachsenden Pflänzchen, bei denen die Umkehrung durch Auswachsen der Spitze zur Wurzel organisch wurde, entsprachen dabei einem langsam beweglichen Eisenstück, das ummagnetisirt wird, bevor es sich aus der abnormen in die normale Lage stellen kann; die rasch wachsenden Pflänzchen, deren Spitze sich rasch aufwärts richtete, einem leicht beweglichen Eisenstück, das sich so rasch neu orientirt, daß der Induktion keine Zeit zur Veränderung der Polarität gelassen ist.

Ein Stahlmagnet besitzt scheinbar eine ihm eigene Polarität, die ihm

---

1) Eine solche Änderung im ganzen, die Reizbarkeit bewirkenden Zustand seitens einzelner Kräfte gelangt schön zum Ausdruck in Stahl's Angaben über Veränderung des Geotropismus durch Lichteinfluß. Ber. Deutsch. Bot. Ges. II. 1884.

2) Ist es dagegen sehr leicht drehbar aufgehängt, so kann es sich neu orientiren, bevor ihm eine neue Polarität von außen induzirt wurde.

aber doch ursprünglich einmal induzirt sein mußte. Beim Durchbrechen desselben zeigt sich die Polarität in ganz bestimmter Vertheilung in beiden Stücken wieder. Es steckt in dem harten Eisen scheinbar eine seiner Substanz eigene Polarität, eine Art Gegensatz, die in jedem Bruchtheil sich vorfindet. Doch aber muß demselben nothwendig diese Polarität einmal zuerst von außen aufgedrängt worden sein, um überhaupt zum Vorschein zu kommen. Daß man dieselbe nicht in jedem Augenblick beliebig umkehren kann mit demselben Magneten, der durch sehr lange Einwirkung die Polarität in diesem Maße erst hervorrief, das ist natürlich kein Beweis dafür, daß sie überhaupt nicht von diesem Magneten, z. B. dem Erdmagnetismus, induzirt war.

So leuchtet es ein, daß man nicht von jeder beliebigen Pflanze in beliebigem Moment eine Umkehr der Polarität erwarten kann, die im Laufe von Tausenden von Jahren ziemlich stabil geworden ist, wie der Magnetismus im harten Stahl, und glaube, daß man aus einem negativen Resultat keinen negativen Schluß bezüglich der Induktion äußerer Kräfte ziehen darf, denn unter diesen Umständen ist fast kein anderes, als ein negatives Resultat zu erwarten. Die Pflanzenwelt hätte sich unmöglich zu so charakteristischen Gestalten ausbilden können, wenn nicht die durch äußere Faktoren induzirte Polarität ziemlich stabil geworden wäre. Phylogenetisch ist aber die vorhandene, zu äußeren Wachsthumsreizen in direkter Relation stehende Polarität gar nicht anders entstanden zu denken, als unter dem Einfluß jener Faktoren herausgebildet.

In letzterem Sinne faßt Sachs die Polarität der Gewächse auf; seine »Prädisposition« ist dem stabilen Magnetismus des Stahls zu vergleichen, während nach der Auffassung Vöchting's hier eine Kraft sui generis anzunehmen wäre. Rein empirisch genommen erscheint es ja oft auch so; die theoretische Betrachtung muß jedoch alle Erscheinungen in ihrer Gesammtheit unter gemeinschaftlichem Gesichtspunkt zu begreifen suchen, sie muß weiter zurückgreifen, und sie thut es in sicherer Weise an der Hand jener interessanten Pflanzen, deren innere Disposition durch Schwerkraft, Licht, kurz durch Wachsthumsreize so leicht umzuwandeln ist, wie die des weichen Eisens durch Magnetismus.

Die Pflanzen, in ihrer wesentlichen Erscheinung durch die Eigenart ihrer Materie bestimmt, werden in jedem konkreten Falle in ihrer Organoplastik und Anisotropie von äußeren Einflüssen bestimmt, die der Entwickelung, d. h. dem Wachsthum die richtigen Wege weisen. Die Prädisposition ist ein ursprünglich durch jene Faktoren induzirter und erblich gewordener Zustand, indirekt also auch von außen abhängig. Ein anderer innerer Faktor, der Einfluß der Korrelation auf die Gestaltung, kommt als weiteres bedeutsames Moment hinzu und wird nach dem Wenigen, was man von ihm weiß, im Sinne der Prädisposition auf das Individuum wirken und somit bei schon vorhandener Differenzirung seinerseits den

direkten Einfluß äußerer Reize auf die Erscheinung der Pflanze verdecken helfen.

Da aber die Korrelation ein Ausdruck der Abhängigkeit des weiteren Wachsthums von fertig gebildeten Organen ist, so spricht aus derselben auch in gewissem Sinne wieder ein früherer Einfluß äußerer Faktoren und so kommt in der Prädisposition, wie in korrelativem Wachsthum, schließlich nur die Nachwirkung äußerer Wachsthumsreize zum Ausdruck. Diese Nachwirkungen sind aber oft so stark, daß sie neue induzirende, momentane Einflüsse derselben Reize überstimmen.

XXII.

Über das Leuchten der Schistostega osmundacea Schimp.

Von

F. Noll.

(Mit 5 Figuren in Holzschnitt.)

Die Eigenschaft zu leuchten besitzen nur wenige Pflanzen, die deshalb als Merkwürdigkeiten in der Literatur wiederholte Erwähnung finden. Nicht alles, was man in diesem Falle mit dem Worte »leuchten« bezeichnet, ist eine Neuproduktion von Licht, vielmehr beruht das Leuchten vieler Pflanzen einzig auf einem uns unerwarteten Widerschein des auf die Pflanze von außen auffallenden Lichtes. Ein selbständiges Erzeugen von Lichtschwingungen, ein Leuchten im Dunkeln ist nur bei einem geringen Bruchtheil derjenigen Pflanzen zu finden, die man schlechtweg als leuchtende anführt. An einigen Pilzen, speziell an den Fruchtträgern mancher Hutpilze, an den sogenannten Rhizomorphen und gewissen Bakterien ist ein Selbstleuchten, ein Phosphoresziren sicher beobachtet. Die Lichterzeugung ist hier offenbar eine Begleiterscheinung der eigenartigen Verbrennungsprozesse bei der Athmung dieser Pflanzen. Das Phosphoresziren todten weißfaulen Holzes, das stets von Pilzen und Bakterien durchwuchert ist, führt sich jedenfalls nur auf diese Saprophyten, nicht aber auf die Holzsubstanz selbst zurück.

Die andere, sozusagen passive Art des Leuchtens, die in unvermutheten Reflexen des Tageslichtes ihre Ursache hat, tritt vornehmlich, und zwar in theilweise brillanter Erscheinung bei vielen Meeresalgen, und in überraschender Weise bei der Schistostega osmundacea, dem sogenannten »Leuchtmoos« auf.

Die auffällige Lichterscheinung an den Meeresalgen besteht zumeist in einem oberflächlichen Irisiren oder Opalisiren der lebendigen, kräftig vegetirenden Pflanzen, dergestalt, daß das Schimmern in bläulich-weißem Lichte oder in den Farben des Regenbogens die eigentliche durch die Chromatophoren bedingte Farbe ganz verdecken kann. Eine frisch dem Meere enthobene Cistoseira kaliformis schillert lebhaft und brillant in bunten Farben bei milchweißer opalisirender Grundfarbe. Wird die Pflanze in ein

Seewasserbassin im Zimmer gebracht, so geht der Farbenschimmer allmählich ganz verloren; die Pflanze wird gelblich-milchweiß, welcher Farbenton sich schließlich in die wahre hell-braungelbe Färbung der Alge umwandelt.

Wie Berthold auf der Zoologischen Station zu Neapel[1]) nachweisen konnte, wird der Lichtschimmer in diesen Fällen des Irisirens von besonderen Körperchen hervorgebracht, die eiweißartiger Natur sind, und in den oberflächlich gelegenen Zellen der Pflanze dem Lichte zugekehrt, zwischen der Zellwand und dem Protoplasma eingeschaltet liegen. Ihrer Lage und ihren optischen Eigenschaften nach, besonders aber ihrem Verhalten im Halbdunkel nach zu urtheilen (in dem sie resorbirt werden), sind diese Körperchen nach Berthold als Lichtschirme gegen zu intensives Licht aufzufassen, unter dem viele Meeresalgen so leicht leiden.

Ähnlich in der äußeren Erscheinung, aber nicht in der genannten biologischen Funktion damit übereinstimmend, ist das Leuchten mancher Arten von Bryopsis und Derbesia. Die dichten Rasen dieser dunkelgrünen Siphoneen glänzen stellenweise in intensivem hellblauem oder bläulichgrünem Schimmer, der das dunkle Grün an manchen Stellen ganz zurücktreten läßt. Ich fand bei der Untersuchung, daß auch hier das Leuchten von besonderen Gebilden ausgeht, die als langgestreckte, spindelartig aufgeschwollene Fäden im Innern der Schläuche, im Zellsaft schwimmen. Von einem Schutze gegen auffallendes Licht kann in diesem Falle also nicht die Rede sein. Die hyalinen, sehr feinkörnigen Körper, die zuerst in Form kleiner langgestreckter spitziger Krystalloide auftreten, bestehen ihren Reaktionen nach auch hier aus Proteinkörpern, sind in durchfallendem Lichte einzeln fast wasserhell und lassen nur, wenn mehrere übereinanderliegen, eine schwache ziegelrothe Färbung erkennen. Bei auffallendem Licht leuchten sie, auch isolirt, intensiv bläulich, wobei das Licht an den blauen Schimmer von unreinem Petroleum erinnert. Offenbar ist das Leuchten der Leuchtkörperchen in den genannten Algen auch eine Fluoreszenzerscheinung. Die Bedeutung der Eiweißschnüre ist die eines Reserveproteinstoffes, wie sie bei Meeresalgen im Zellsafte nicht selten angetroffen werden. Die diesem Reservestoff nebenbei zukommende eigenartige optische Eigenschaft starken Fluoreszirens scheint für die Biologie der Pflanze nicht weiter verwerthet worden zu sein.

Ein schönes Leuchten in den Regenbogenfarben wird auch bei der Siphoneengattung Valonia macrocarpa beobachtet. Die großen hellgrünen bis nußgroßen Blasen schimmern wie dünne Seifenblasen oft in buntem Farbenspiel. Die Ähnlichkeit der optischen Erscheinung ist denn auch keine nur äußerliche, sondern eine tiefer begründete, indem die Farben der Alge wie

---

1) Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrbücher. Bd. XIII. Heft 4.

die der Seifenblase als »Farben dünner Plättchen« auftreten. Bei Valonia ist die dünne Kutikula die Trägerin des Farbenspiels. Wird sie abgezogen, so verschwindet mit ihr der bunte Schiller von den grünen Blasen, während er der abgezogenen Kutikula verbleibt.

Auf ganz andere Ursachen, als die bisher betrachteten, führt sich das Leuchten der Schistostega zurück, eines Mooses, das als Vertreter der Unterabtheilung der Schistostegeen bekannt ist.

Was zunächst die äußere Erscheinung desselben betrifft, so ist dieselbe folgende. In engen, feuchten Felsschluchten und Höhlen, besonders der Sandsteinformationen findet die Schistostega die Bedingungen für ihr Gedeihen. Die Orte, wo sie wächst, sind meist so schwach beleuchtet, daß die Mehrzahl aller grünen Pflanzen aus Lichtmangel dort zu Grunde gehen würde.

Kommt man zum Eingang einer von der Schistostega bewohnten Schlucht und sieht in der Richtung des einfallenden Tageslichtes in dieselbe hinein, so strahlt ein prächtiger goldgrüner Glanz von den Steinwänden und dem feuchten Detritus zurück. Verändert man seine Stellung ein wenig, so verschwinden in räthselhafter Weise jene leuchtenden Flecke, und wo sie eben noch im brillantesten Licht erglänzten, sieht man nur nacktes Gestein, während an anderen Plätzen das Schimmern beginnt. Tritt der Beschauer etwas mehr zur Seite, so erlischt der Glanz vollständig. Auch ein Absperren des einfallenden Lichtes läßt den Schimmer verschwinden, ein Zeichen, daß auch hier kein Selbstleuchten, sondern lediglich ein Reflektiren fremden Lichtes stattfindet.

Eine genauere Untersuchung des Gesteines zeigt, daß die leuchtenden Stellen von einem sehr zarten grünen Überzug bedeckt werden, dem eigenartig ausgebildeten Vorkeim des Leuchtmooses, der durch die Form seiner Zellen das Leuchten hervorruft, während den ausgebildeten beblätterten Moospflänzchen, die sich hie und da in der Nähe finden, diese Eigenschaft ganz und gar abgeht. Die mikroskopische Betrachtung des Protonemas zeigt dann, daß dessen Zellen, soweit sie den Glanz ausstrahlen, nicht wie die der meisten Moosvorkeime aus cylindrisch gestreckten algenartigen Fäden bestehen, sondern runde, stark gewölbte Linsen darstellen. Diese Linsenzellen sprossen aus einander hervor, und zwar so, daß sie alle in einer Ebene sich ausbreiten, die senkrecht zum einfallenden Tageslicht gestellt ist. Das ganze System der Linsenzellen sproßt aber aus cylindrischen Fäden aus, die wie diejenigen anderer Moosvorkeime zwischen und auf dem Substrat sich hinziehen und vielfach Rhizoiden in dasselbe hineinsenden. Figur 1 (S. 480) stellt in perspektivischer Ansicht einen solchen Schistostegavorkeim bei starker Vergrößerung in seiner natürlichen Lage dar.

Die einzelnen Linsenzellen zeigen eine dorsiventrale Ausbildung, indem ihre Oberseite kugelkappenartig gewölbt, ihre Unterseite dagegen etwas konisch ausgetrieben ist. In der unteren, vom Licht abgewendeten



Ausbuchtung liegen zu einer kleinen Gruppe eng an einander geschlossen die 4 bis 6 Chlorophyllkörper in einer kleinen Ansammlung von Protoplasma (vergl. Fig. 2). Letzteres zieht sich als sehr dünner Wandbelag auch an der oberen Wölbung der Zellwand hin. Der Zellkern, erst nach Färbung mit Kernfärbemitteln sichtbar, liegt als kleiner runder Körper in der unteren Plasmaansammlung über den Chlorophyllkörpern in der Plasmaanhäufung. Der übrige Raum der Zelle wird von klarem farblosem Zellsaft eingenommen, der, wie plasmolytische Versuche zeigen, keine sehr starke Konzentration besitzt. Von irgend welchen besonderen Gebilden, welche, wie bei den angeführten Meeresalgen, das Leuchten bewirken könnten, ist nichts zu entdecken. Das von dem Protonema reflektirte Licht hat auch durchaus nicht den fluoreszenzartigen Charakter, wie das der Meeresalgen, sondern ist entschieden das charakteristische Grün des Chlorophylls. Die Ursache des Leuchtens wird in dem vorliegenden Falle daher in Brechungen und Reflexen des Tageslichtes zu suchen sein, bei denen die Chlorophyllkörper der Zelle in den Bereich des Strahlenganges gezogen werden.

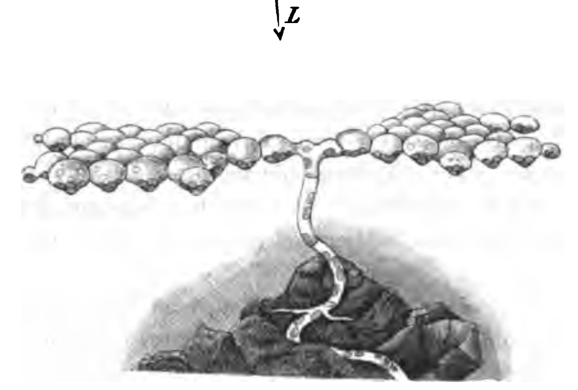


Fig. 1.
Vorkeim der Schistostega in natürlicher Lage, stark vergrößert. Der Pfeil deutet die Lichtrichtung an.

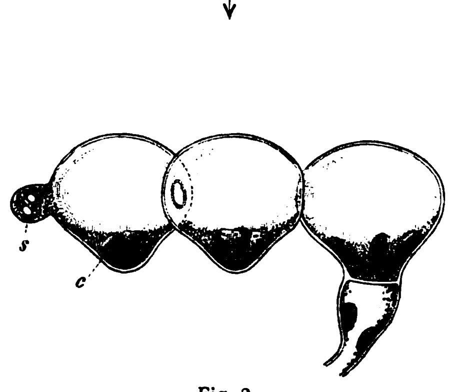


Fig. 2.
Einzelne Linsenzellen des Vorkeims aus Figur 1.

Wie schon bei der Beschreibung der äußeren Erscheinung hervorgehoben wurde, kann der goldgrüne Lichtschein nicht von jeder Richtung her wahrgenommen werden, ein Umstand, der für die Optik der Erscheinung von Bedeutung ist und bei der Erklärung derselben sehr berücksichtigt werden muß. Wie die genauere Untersuchung an einzelnen Pflanzen ergiebt, erscheint das Leuchten immer am hellsten, wenn das Auge in der

Richtung des einfallenden Lichtes auf den normal gestellten Vorkeim hinsieht, d. h. also in der Richtung der optischen Achse der Zellen. Weicht man von dieser Richtung wenig ab, so wird der Lichtschein schwächer und verliert sich ganz, wenn man sich 15—20° davon entfernt. Es geht also von den einzelnen Zellen ein Lichtkegel aus, der die größte Lichtintensität in der Achse, allmählich schwächere an seiner Peripherie zeigt.

Eine richtige optische Erklärung des Leuchtens muß also diese eben hervorgehobenen Verhältnisse als natürliche Folge der Hauptursache ergeben[1]).

Um zunächst einmal Aufschluß zu erlangen über den Gang des senkrecht einfallenden, also wirksamsten Lichtes, wurde mittels Zeichenprismas ein getreues Bild des optischen Längsschnittes einer Zelle entworfen, in Gestalt einer Kurve, deren Rotationskörper um die Symmetrieachse die Form der Zelle ergiebt (Fig. 3). Mit Hilfe der bekannten Zweikreisekonstruktion wurde dann der Gang der parallel zur optischen Achse einfallenden Lichtstrahlen konstruirt mit Zugrundelegung der Brechungsexponenten für Licht und Wasser bei mittlerer Wellenlänge des Lichtes (1 : 1,33). Aus der Konstruktion Fig. 3 ist nun ersichtlich, daß die in der Nähe der optischen Achse einfallenden Strahlen so gebrochen werden, daß sie sich auf die Chlorophyllkörper konzentriren und dieselben intensiv beleuchten, da die letzteren kurz vor dem Brennpunkt der Linse in der optischen Achse zusammenliegen. Jedes einzelne Chlorophyllkorn wirkt dann vermöge seines stärkeren Brechungsvermögens innerhalb der Zelle noch einmal wie

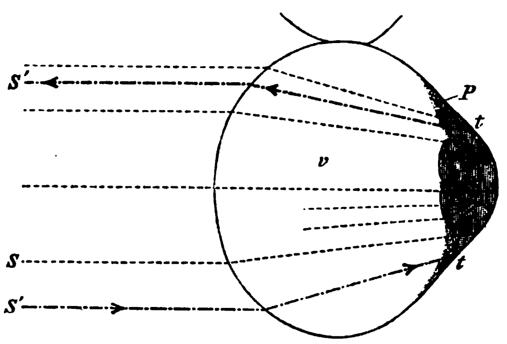


Fig. 3.

Genauer optischer Durchschnitt einer Protonemazelle, in den der Gang der Lichtstrahlen einkonstruirt ist. S' S' ein Strahl der an der Hinterwand bei t, t total reflektirt wird. P Plasma, c Chlorophyllkörner, v Zellsaft. (Vergleiche den Text.)

1) Während meiner Untersuchung über diesen Gegenstand erschien eine Abhandlung von Vuillemin: L'appareil reluisant du Schistostega osmundacea. Pouchet's Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normales et pathologiques. Paris 1887. Es wird in diesem Aufsatz zwar eine richtige Beschreibung der Protonemazellen gegeben und auf die vegetative Vermehrung des Vorkeims durch Brutzellen hingewiesen, die Frage nach dem optischen Vorgang des Leuchtens, der mich in erster Linie interessirte, findet jedoch gar keine Beantwortung. Statt dessen giebt der Verfasser, veranlaßt durch die oberflächliche Ähnlichkeit der Zellen mit dem optischen Apparat von Augen (Linse und Pigment) lange naturphilosophische Betrachtungen über Augen und Sehen. – Das mir zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial verdankt das bot. Institut der Güte des Herrn Kesselring in Wunsiedel.

eine kleine Linse und läßt die es treffenden, schon konvergirenden Strahlen in seinem Innern stärker konvergiren, so daß an seiner hinteren Fläche die Intensität der Beleuchtung eine weitere Steigerung erfährt. Es resultirt also aus dem Gesammtstrahlengang eine grelle Beleuchtung des Chlorophyllapparates, der in der optischen Achse nahe dem Fokus zusammengedrängt ist. Derselbe wirkt in seiner hellen Beleuchtung auf dem dunklen Hintergrunde aber wie ein selbstleuchtender Körper, von dem das nicht absorbirte Licht, wieder ausstrahlend, die Medien des optischen Systems in umgekehrter Richtung und Brechung passirt. Von dem parallel einfallenden Tageslicht werden daher die grünen, durch die Chlorophyllkörper durchfallenden Strahlen annähernd parallel zur optischen Achse wieder ausgesandt. Die kleinen Protonemazellen der Schistostega sind also gleichsam mit Blendlaternen zu vergleichen, hinter deren Linse sich, nahe dem Brennpunkt, eine Flamme mit grünem Glascylinder befindet. Wie von dieser letzteren ein wenig divergirender grüner Lichtkegel durch die Linse ausstrahlt, so von den grell beleuchteten Chlorophyllkörperchen durch die Wölbung der Protonemazellen. Ein Auge, das nicht in unmittelbarer Nähe der optischen Achse nach den Zellen hinsieht, wird von diesem Lichtkegel nicht getroffen, sondern nur von einzelnen divergirenden Strahlen, die seitwärts von den Zellen ausgehen. Der Effekt der seitlich austretenden stark divergirenden Strahlen steht aber in keinem Vergleich zu der Wirkung, die in der optischen Achse erzielt wird.

Strahlen, welche mehr gegen die Peripherie der Linse auffallen, werden, wie sich aus der Konstruktion ergiebt, nicht so stark abgelenkt, daß sie den Chlorophyllapparat direkt treffen. Sie fallen vielmehr seitlich auf die hintere Wandung auf. Diese ist nun mehr oder weniger nach hinten konisch verlängert und der Lichtstrahl trifft darum so schräg auf sie, daß er nicht mehr in Luft überzugehen vermag, sondern total reflektirt wird. Ein solch total reflektirter Strahl fällt dann, wie der in Fig. 3 ($S' S'$) dargestellte, auch auf die Chlorophyllkörper, passirt dieselben und wird an der gegenüberliegenden Seite der Zellwand abermals total reflektirt, worauf er die Zelle in umgekehrter Richtung verläßt. Die letztere ist dabei wieder mehr oder minder parallel mit der Einfallsrichtung. Für das beobachtende Auge bringen diese Strahlen den Eindruck hervor, daß sich die hell durchleuchteten Chlorophyllkörper ringsum an der Seitenwand spiegeln, und da diese Strahlen auch etwa parallel die Linsen verlassen, so bringen sie einen sehr wirksamen Effekt hervor.

Es wirkt neben der Linse in der kleinen Blendlaterne also noch ein Hohlspiegel, der gleichnamig wirkend, die optische Erscheinung bedeutend verstärkt. Der Effekt der Spiegelung ist dabei größer, als der der einfachen Brechung, wie man sowohl am lebenden Objekt wie am Modell erkennen kann (vgl. weiter unten).

In den kleinen linsenartigen Protonemazellen haben wir somit optische

Apparate vor uns, die so gebaut sind, daß sie parallel einfallendes Tageslicht (und solches kommt in den Höhlen in Betracht) so brechen und theils total reflektiren, daß dasselbe in der charakteristischen Farbe des Blattgrüns nahezu parallel wieder zurückgestrahlt wird. Daher das Leuchten in goldgrüner Farbe, die Sichtbarkeit des Widerscheins nur in der Nähe der optischen Achse und die Intensität desselben. Das von jedem einzelnen mikroskopisch kleinen Zellchen reflektirte Licht ist zwar schwach, dafür summirt sich aber die Wirkung tausender solcher Gebilde, weil sie alle gleich orientirt sind.

Beobachtungen, welche an lebendem Material in natürlicher Lage mit dem Mikroskop angestellt wurden, bestätigten die theoretisch abgeleiteten Erscheinungen in ihren Details vollkommen; ebenso die Versuche mit einem stark vergrößerten künstlichen Modell einer Protonemazelle. Das letztere war so hergestellt worden, daß ein kleines, dünnwandiges Fläschchen aus farblosem Glas in der Form einer Protonemazelle geblasen wurde. Dasselbe konnte durch den Hals mit Wasser gefüllt werden. Die Chlorophyllkörper waren durch abgeflachte, massivé grüne Glasperlen dargestellt. Die Befestigung in der richtigen Stellung wurde durch Festkleben mit Gelatine erreicht, der eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali zugesetzt war. Dem Lichte ausgesetzt und getrocknet wird die Chromgelatine im Wasser unlöslich und stellt ein gutes Bindemittel dar, das in diesem speziellen Falle die Protoplasmaanhäufung an der hinteren Wand vorstellen konnte. Das so hergestellte Fläschchen wurde, mit klarem Brunnenwasser gefüllt, nahe der Hinterwand eines geschwärzten Pappcylinders beweglich angebracht. In den drehbaren vorderen Deckel dieses Cylinders wurden zwei Öffnungen eingeschnitten, von denen die eine rund, von dem Kreisumfang der künstlichen Zelle, dazu bestimmt war, das einfallende Licht durchzulassen. Die andere viereckige Öffnung war für das beobachtende Auge angebracht und zur Bequemlichkeit mit einem unter 45° geneigten Spiegel versehen, der eine Beobachtung von der Seite und somit den ungehinderten Lichtzutritt durch die runde Öffnung gestattete.

Wird die Öffnung eines so zusammengestellten Apparates (vergl. Fig. 4) gegen den hellen Himmel oder gegen die Sonne gekehrt, so sieht man die künstliche Zelle prachtvoll in grünem Lichte leuchten. Dieses Leuchten ist, wie man hier sehr deutlich erkennt, aus zwei Effekten zusammengesetzt. Einmal bewirken es die stark erleuchteten grünen Körperchen direkt durch die vordere Linsenwölbung; ein zweiter, noch stärkerer Lichtschein geht aber von der konischen Hinterwand aus, an der sich die stark durchleuchteten Chlorophyllkörper spiegeln. Mit Hilfe der Drehbarkeit des Modells und der vorderen Scheibe kann man sich leicht davon überzeugen, daß das Leuchten am stärksten in der optischen Achse ist, und daß es auch bei dem Modell allmählich verschwindet, wenn man von jener Achse 15—20° seitlich abweicht.

Die Beobachtung am Modell stimmt also vollkommen mit der des natürlichen Objektes und mit den Ergebnissen der optischen Berechnung überein.

Angesichts des merkwürdigen Baues dieser Protonemazellen legt man

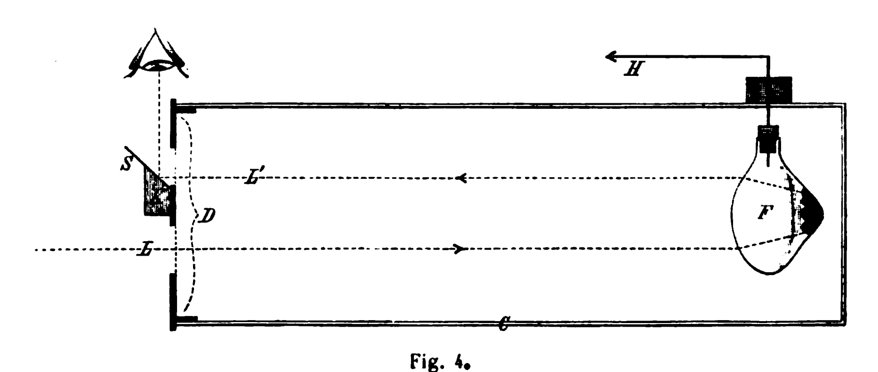


Fig. 4.
Modell zur Demonstration des Leuchtens mittels einer nachgebildeten Linsenzelle.
F Modell, *H* Drehhebel, *L L'* ein Lichtstrahl, *S* Spiegel, *D* drehbarer Deckel.

sich natürlich die Frage nach der physiologischen und biologischen Bedeutung einer solchen Einrichtung für die Pflanze vor. Diese letztere ist nun unschwer zu ergründen, soweit sie durch Überlegung auf Grund bekannter Thatsachen gefunden werden kann.

Die Schistostega ist eine chlorophyllhaltige Pflanze, die zu ihrer Ernährungsthätigkeit einer gewissen Lichtintensität bedarf. In den tiefen Schluchten, in denen eine andere Lebensbedingung des Pflänzchens, nämlich eine hohe, gleichmäßige Feuchtigkeit geboten ist, behauptet der Vorkeim des Leuchtmooses Plätze, welche für die meisten grünen Pflanzen zu dunkel sind. Das Leuchtmoos ist also dort vor dem Überwuchertwerden geschützt. Es vermag aber an diesen Orten sich noch vollkommen gut zu ernähren, weil es mit Hilfe der eigenartigen Form seiner Zellen noch kräftig assimiliren kann. Die an der hinteren Zellwand gelegenen Chlorophyllkörper werden durch die Konzentration des Lichtes dort ebenso stark beleuchtet, als ob die Pflanze am helleren Eingang der Höhle wüchse.

Die Lage der Chlorophyllkörper an der hinteren erhellten Aussackung der linsenartigen Zelle ist keine zufällige, sondern eine Reizstellung, die durch das Licht veranlaßt wird. Das zeigt sich sehr deutlich, wenn man die Beleuchtung ändert.

Kultivirt man nämlich Leuchtmoosvorkeime längere Zeit in einem feuchten Zinkkasten, der nur von einer Seite durch eine Glasscheibe Licht zuläßt, und stellt dann den Kasten mit der Glasscheibe um 90° um, dann verlassen alle Chlorophyllkörper ihren früheren Ort und sammeln sich an derjenigen Stelle der Seitenwand an, die dann das konzentrirte Licht

empfängt[1]). Figur 5 zeigt ihre nunmehrige Stellung, wobei besonders ein Chlorophyllkorn der mittleren Zelle auffällt, das sich von den übrigen getrennt hat. Es bildet dadurch keineswegs eine Ausnahme, sondern eine interessante Bestätigung des über die Lichtwirkung Gesagten, indem es gerade einen Platz in der Zelle aufgesucht hat, der durch die optische Wirkung der benachbarten Linsen intensiv beleuchtet war.

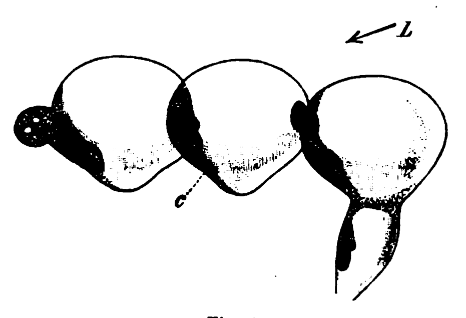


Fig. 5.
Zellen des Protonemas, ursprünglich von oben, jetzt von der Seite her beleuchtet. Die Chlorophyllkörper wandern an die stärkst beleuchtete Stelle der Zellen. Vergl. den Text.

Betrachtet man nun Protonemen, in denen sich die seitliche Verschiebung der Chlorophyllkörper so vollzogen hat, in der optischen Achse, so ist von dem früheren goldgrünen Scheine nichts mehr zu sehen, dagegen erglänzen die Pflänzchen nun in mattem Silberglanz, der von den entblößten hinteren Zellwänden durch Spiegelung ausgeht.

In allseitiger Beleuchtung vertheilen sich die Chlorophyllkörper fast gleichmäßig auf der Wand der Zelle.

Die optische Erscheinung des Leuchtens selbst ist für die Pflanze augenscheinlich von keiner besonderen biologischen Bedeutung, wenigstens von keinem ersichtlichen Nutzen. Hat die Pflanze unter sehenden Thieren Feinde, so müßte dasselbe sogar von großem Nachtheil sein. Das Leuchten ist eben offenbar nur die physikalisch nothwendige Begleiterscheinung der Zellenform, die ihrerseits geeignet ist, eine möglichst aus-

[1]) Diese Wanderung ist eine recht merkwürdige, indem das die Chlorophyllkörper transportirende Körnerplasma nicht eigentlich heliotropisch genannt werden kann, denn es wandert von der Lichtquelle weg und sammelt sich doch an dem Orte, der in der Zelle am hellsten beleuchtet ist, von dem aber keine Strahlen ausgehen, die sich an Intensität mit der des direkt einfallenden Lichtes vergleichen könnten. Das Paradoxe dieser Erscheinung verliert sich bei der Annahme, daß der Impuls zur Wanderung von der stärkst beleuchteten Stelle selbst ausgeht, also von der dort in Ruhe befindlichen Hautschicht. — Daß die Bewegung des Körnerplasmas von der relativ ruhenden Hautschicht in seiner Bewegungsrichtung beeinflußt werden kann, das scheint mir unzweifelhaft aus der Bahn des Plasmastromes in Chara- und Nitellazellen hervorzugehen, in denen der Strom nicht etwa einfach der Länge nach rotirt, sondern dieselbe in sich zurücklaufende Spirale beschreibt, welche die ruhende Hautschicht, der bekanntlich die Chlorophyllkörper hier aufsitzen, darstellt.

giebige Ausnutzung des spärlich zutretenden Lichtes für die Assimilation im Chlorophyllapparat zu ermöglichen, und das Fortkommen der Pflanze an Orten zu sichern, wo ihr der Boden von keiner anderen streitig gemacht wird.

Dieser Fall, daß eine sehr auffallende Eigenschaft, nämlich die des Leuchtens, zu der Biologie des Organismus nicht im Nützlichkeitsverhältniß steht, sondern eine nebensächliche Zugabe zu anderen Eigenthümlichkeiten bildet, verdient ganz besonders bemerkt zu werden, da die organische Natur oft lediglich von einseitig teleologischem oder darwinistischem Standpunkt betrachtet wird. Das Leuchtmoos, dessen hervorragendste äußerliche Eigenschaft gerade im Leuchten besteht, zeigt klar und deutlich, daß nicht alle hervorstechenden Eigenthümlichkeiten zu irgend einem Vortheil erworben sein müssen, sondern als unzertrennliches, aber sozusagen accidentelles Attribut mit dem Organismus verbunden sein können, ohne demselben irgendwie nützlich zu sein, — als Eigenschaften, die dem Organismus inhärent sind, wie der Glanz beim Diamant, die Schwärze bei der Kohle. Sind diese »inhärenten Attribute« des Organismus für diesen von Vortheil unter gewissen äußeren Umständen, so werden sie für sein Fortbestehen wesentlich mitwirken. Eine ganze Reihe recht schädlicher Eigenschaften, die den Organismen anhaften, und die mit dem darwinistischen Erwerbungsprinzip absolut nicht in Einklang zu bringen sind, sind aber nur so erklärlich. Wenn der darwinistischen Anschauung, alle nützlichen Eigenschaften seien mit Hilfe der Zuchtwahl irgendwie erworben, in der That ein derartig wirkungsvolles Moment zu Grunde läge, so sieht man nicht ein, warum die schädlichen Eigenschaften, die keinem Organismus fehlen, diesem Prinzip nicht auch unterworfen und durch nützliche n der langen Zeit der Ausbildung einer Spezies ersetzt worden sind. Jedenalls ist eine Ansicht, welche nur dazu führt, das Vorhandensein von Eigenschaften verständlich zu machen, die als nützlich erkannt sind, alle anderen aber ruhig bei Seite läßt, nicht geeignet, zu einem wahren Verständniß der Bildungsgesetze in der organischen Welt zu führen. Ohne leugnen zu können, daß nützliche Eigenschaften, wenn sie einmal als solche schon existiren, durch Zuchtwahl noch mehr ausgebildet und vervollkommnet werden müssen, muß man sich doch vergegenwärtigen, daß dies Moment, das ja dem Organismus eine gewisse sekundäre Ausprägung verleiht, nicht ein fundamentales sein kann. Wie bereits hervorgehoben ist, wäre das Leuchten der Schistostega, das nun einmal mit der Ermöglichung der Assimilationsfunktion zufällig zusammenhängt, thierischen Feinden gegenüber eine höchst schädliche Eigenschaft, die, wenn sie zufällig von irgend welchem Nutzen z. B. für die Verbreitung wäre, sehr verlocken würde, sie als eigens erworben zu betrachten. Wie oft mögen auf diese Weise Formen und Eigenschaften der Erklärung der Zuchtwahltheorie verfallen, die in ganz anderen Verhältnissen begründet sind. So wäre die

Meeresalge Acetabularia, wüchse sie auf dem Lande, sicherlich nicht dem Schicksal entgangen, als eklatantes Beispiel von »Mimicry« citirt zu werden, und doch muß die Übereinstimmung im Habitus mit kleinen giftigen Hutpilzen der Natur der Sache nach hier tiefer liegende Wachsthumsursachen haben.

Um wieder zum Ausgangspunkt der abschweifenden Betrachtungen, zur Schistostega zurückzukehren, mag der Vollständigkeit wegen noch auf die schon bekannte Thatsache hingewiesen werden, daß der Vorkeim dieses Mooses sehr lange Zeit als solcher fortwachsen kann, ohne beblätterte Moospflänzchen zu bilden, und daß derselbe eigene Brutzellen erzeugt, die abgeworfen, sich zu neuen Protonemen selbständig entwickeln. Diese Brutzellen, aus langspindelförmigen mehrzelligen Gebilden bestehend, stehen etwa wie Bayonette über die Fläche der Linsenzellen hervor und trennen sich von der Mutterpflanze durch das Zerreißen einer kleinen Zwischenzelle an der Basis. Aus diesen Brutzellen entsteht zunächst ein cylindrischer Protonemafaden, der aber bald durch Sprossung Linsenzellen erzeugt, welche ihrerseits dann durch weitere Aussprossungen senkrecht zum Lichteinfall weitere Linsenzellen hervorbringen. Chlorophyllkörper und ein durch Theilung aus dem alten Kern hervorgegangener neuer Kern wandern in die junge Ausbuchtung (Fig. 3) ein, die schließlich durch Bildung einer Theilungswand von der Mutterzelle abgetrennt wird.

In den Linsenzellen des Schistostegavorkeimes ist also eine Zellenform gegeben, bei der es auf die optische Wirkung derselben ankommt. Eine Konzentration des Lichtes auf das Chlorophyll, die bei dieser extremen Schattenpflanze so klar in die Augen fällt, kann also für die Assimilationsthätigkeit in schwacher Beleuchtung nothwendig werden. Betrachtet man nun von diesem Standpunkte die Anatomie gewisser Schattenpflanzen, so werden manche Eigenthümlichkeiten derselben erst in das rechte Licht gerückt, indem es sich zeigt, daß auch ihre Zellen als Lichtkondensoren betrachtet werden müssen. Besonders auffallend tritt dies hervor bei den Oberhautzellen vieler Selaginellen, deren nach außen gewölbte Oberhautzellen den Chlorophyllapparat in einer unteren trichterförmigen Aussakkung beherbergen. Konstruirt man den Gang der Strahlen in einer solchen, den Schistostega-Linsenzellen ähnlichen Zelle, so findet man, daß auch hier das Chlorophyll von konvergirendem Licht intensiv beleuchtet wird, indem es von der konvexen Außenwand theils direkt darauf hin gebrochen wird, theils durch totale Reflexion an der Trichterwand dorthin geleitet wird. Indem so die biologische Bedeutung dieser Trichterzellen zu Tage tritt, wird auch das Auftreten von »Trichterzellen« an Stelle des normalen Palissadenparenchyms in Schattenblättern (wie Stahl beschrieben) in seiner

wahren Bedeutung erst klar. Es wird sich auch hier darum handeln, das spärlich zugemessene Licht auf den Chlorophyllapparat zu konzentriren, was durch totale Reflexion an den Trichterwänden hier erreicht wird. Die prismatischen Zellen des Palissadenparenchyms in Sonnenblättern leisten diesen Dienst nicht, sie lassen das ihnen im Überfluß dargebotene Licht in tiefere Lagen des Blattes passiren und ermöglichen so eine Assimilationsthätigkeit des Blattes bis tief ins Innere desselben, während die Trichterzellen des Schattenblattes, alles Licht für sich verwendend, tieferen Lagen von Assimilationsparenchym keine genügende Beleuchtung mehr zukommen lassen würden.

XXIII.

Die Farbstoffe der Chromatophoren von Bangia fusco-purpurea Lyngb.

Von

F. Noll.

(Mit einem Holzschnitt.)

Die Ufer des Golfes von Neapel findet man während des Winters innerhalb einer Zone, die etwa einen Meter über das Meeresniveau hinanreicht, mit einem schmutzig rothbraunen Überzug bedeckt. Diese Zone, etwa so hoch, als gerade der Wellenschlag das Gestein für gewöhnlich naß und triefend erhält, verdankt ihr Aussehen vornehmlich der Bangia fusco-purpurea, einer kleinen braunrothen Fadenalge, deren gallertige Fäden, dicht zusammengedrängt, der Unterlage an einem Ende fest aufsitzen[1]).

Diese Bangia, obwohl eine echte Meeresalge, wird trotzdem fast nie im Meere selbst unter der Seeoberfläche angetroffen; sie zieht das amphibische Dasein auf der wasserbespülten Landzone vor. Recht wechselvoll und eigenartig sind jedoch die äußeren Lebensbedingungen, die sich der Pflanze hier darbieten: während bei herrschendem Scirocco mächtige Wogen mit enormer Gewalt gegen die Ufer anprallen und alles mit sich fortreißen, was sich ihnen entgegenstellt, liegt die Zone der Bangia einige Tage danach bei glatter See trocken, den Sonnenstrahlen ausgesetzt, da. Während bei mäßigem Seegang (wie er im Winter meist herrscht) die kleine Alge nach kurzen Zwischenpausen in schäumendem Seewasser flutet, benetzt sie vielleicht kurz darauf das Süßwasser eines tagelang anhaltenden Regens. Unter dergestalt wechselnden Extremen vollendet die Alge, falls ungünstige Bedingungen nicht zu lange andauern, ihre ganze Entwickelung von der Keimung bis zur Fruktifikation. Diese Lebenszähigkeit, welche gegenüber der außerordentlichen Empfindlichkeit vieler Meeresalgen sehr bemerkenswerth ist, wird mitbedingt durch die gallertige Beschaffenheit der äußeren Membranschichten, die ein gänzliches Austrocknen lange Zeit hinausschieben und sowohl das Austrocknen wie das Aufquellen der

1) Auch Porphyra leucosticta findet sich, jedoch seltener, in dieser Zone.

Protoplasten in Wasser sehr verlangsamen. Die Durchlässigkeit jener Gallertschicht gegen gewisse Flüssigkeiten scheint zudem eine recht geringe zu sein[1]). Diese Eigenschaft der Gallertumhüllung kann aber zweckmäßig bei Versuchen verwerthet werden, welche die Trennung der Farbstoffe in den Chromatophoren zum Ziele haben.

Es ist lange bekannt, daß viele rothe und blaugrüne Algen bei der Tödtung ihre normale Farbe verlieren, daß sie selbst blaß grün werden und einen intensiv rothen oder blauen Farbstoff an die Umgebung abgeben. Der Umstand, daß hier ein Farbstoff nach außen durch die Zellwand durchtritt, läßt nun einmal kein richtiges Urtheil über das Verhältniß der Farbstoffe in der Pflanze zu, und außerdem kann durch die große Verdünnung außerhalb der Zellen ein Farbstoff überhaupt leicht übersehen werden. Bei den Fäden der Bangia fusco-purpurea gelingt aber eine vollkommene Trennung der Farben innerhalb der einzelnen Zellen sehr leicht und es ist dadurch auch möglich, einen Einblick in die individuellen Abweichungen der einzelnen Zellen zu gewinnen, der sich gerade bei dieser Alge recht lehrreich gestaltet und Schlüsse auf die Zusammensetzung und physiologische Bedeutung der Chromatophorenfarbe zu ziehen gestattet.

Was zunächst das normale Aussehen der hier betrachteten Pflanze betrifft, so liegt, wie erwähnt, eine Fadenalge vor, deren bis zu 8 cm lange Fäden in der Jugend aus einer einfachen perlschnurartigen Zellreihe bestehen.

Die äußere Membran des Fadens ist in Gallerte umgewandelt, die Scheidewände zwischen den Einzelzellen sind dagegen dünn. In späteren Stadien theilen sich die einzelnen Zellen durch radiale Längswände in 2, 4, 8 und mehr, so daß der Faden schließlich einen cylindrischen Gewebekomplex darstellt, der dort, wo Theilung und Wachsthum der Zellen in der Radialrichtung etwas zurückgeblieben sind, streckenweise Einschnürungen aufweist.

Die einzelne Zelle der Bangia fusco-purpurea führt einen verhältnißmäßig sehr großen, eigenartig gestalteten und amöboid verzweigten Chromatophoren, der allein die Farbe der Pflanze bedingt; die andern Bestandtheile, zumal auch der Zellsaft, sind farblos. Von besonderem Interesse ist die Thatsache, daß die Färbung der Chromatophoren keine konstante ist, wie das doch für die meisten Pflanzenspezies zutrifft, sondern in verschie-

1) BERTHOLD giebt in seiner Monographie der Bangiaceen des Golfes von Neapel, (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, herausgegeben von der Zool. Station zu Neapel. VIII. Monographie, Leipzig 1882) neben Beobachtungen über die große Lebenszähigkeit der Bangia im Freien und die große Empfindlichkeit derselben in der Kultur auch einige Notizen über die Widerstandsfähigkeit der Bangia gegen Flüssigkeiten, speziell gegen Alkohol. Manche Fäden der Bangia (in anderen Fäden nur vereinzelte Zellen) halten sich längere Zeit in absolutem Alkohol unverändert, während verdünnter Alkohol die Pflanze rasch tödtet und entfärbt.



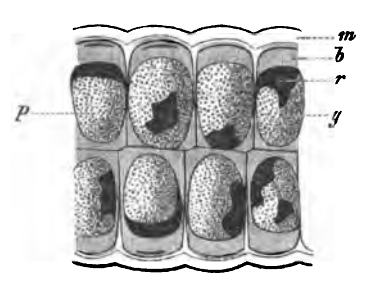
denen Fäden und sogar in Zellen eines und desselben Fadens wechselt. Manche Zellen enthalten intensiv rothbraune Chromatophoren, andere schön blaugrüne; in wieder anderen scheinen beide Nüancen sich zu einem schwarzgrünen Gemisch zusammenzufinden. Neben den hier hervorgehobenen Extremen finden sich dann noch die mannigfaltigsten Übergänge. Regellos neben einander findet man draußen am Meeresufer blaugrüne und intensiv rothe, braunrothe und schwarzgrüne Fäden derselben Art; ja, innerhalb eines einzelnen, aus einer einzigen Spore entstandenen Fadens trifft man zuweilen ganz verschiedenfarbige Chromatophoren an, für deren Verschiedenheit kein erkennbarer äußerer Grund vorhanden ist. Die Funktionen solch verschiedenfarbiger Zellen, ihre weitere Entwickelung, sind, so weit sich verfolgen ließ, ganz gleiche. Ganz röthliche oder ganz blaugrüne Fäden ernähren sich gleich gut, wachsen gleich schnell, theilen sich gleichmäßig rasch und vermögen gleichartig in Sporen zu zerfallen, und zwar alles unter gleichen äußeren Verhältnissen.

Der häufigste Farbenton der Chromatophoren, der schmutzigbraunrothe ist, wie im Folgenden nachgewiesen werden soll, durch das gleichzeitige Vorhandensein dreier verschiedener Farbstoffe bedingt, die, nicht immer in gleichem Verhältniß mit einander gemischt, die geschilderte Variabilität der Färbung zwischen ihren Extremen braunroth und blaugrün, bedingen.

Zur Trennung der Farbstoffe benutzte ich Wärme, die zwischen 50 und 70° tödtlich auf die Zellen wirkt und dabei die erwünschte Trennung bewirkt. Zur mikroskopischen Beobachtung während dieser Vorgänge wurden die Bangien in den Sachs'schen Wärmkasten fürs Mikroskop gebracht[1]) und darin langsam erhitzt. Bis zu etwa 50° (die Temperatur wechselt individuell um einige Grade) bleiben die Zellen ziemlich unverändert, nur die Konturen der Inhaltsbestandtheile erscheinen mit zunehmender Wärme verschwommener. Bei 50° und darüber fangen dann die Zellmembranen und die Chromatophoren, die sich bis dahin kaum verändert hatten, an, langsam aufzuquellen; auch das Protoplasma nimmt Wasser in sich auf, so daß nur mehr eine ziemlich kleine Vakuole übrig bleibt. Die Farbe der Chromatophoren, durch den Quellungsprozeß anfangs nur etwas verdünnt, beginnt dann diffus zu werden und in die Vakuole überzugehen. Diese, von kleinen lebhaft tanzenden Körnchen erfüllt, färbt sich dadurch röthlich, violett oder blau und kurze Zeit darauf erfolgt dann, bei langsam steigender Temperatur, fast momentan das Koaguliren der protoplasmatischen Massen, die zuletzt schon keine Differenzirung mehr erkennen ließen. Mit der Gerinnung erfolgt dann fast gleichzeitig die Trennung der Farbstoffe, die vorzüglich dadurch zu stande kommt, daß die Produkte der Gerinnung verschiedene Affinitäten zu den einzelnen Farben haben. Die Mitte des

1) Vergl. Sachs' Lehrbuch IV. Auflage, pag. 706 u. f.

Zellraumes findet man eingenommen von der geronnenen Plasmamasse, die aber nicht gleichmäßig beschaffen ist, sondern aus zwei scharf gegeneinander abgegrenzten Substanzen besteht. Die Grundmasse (in der Figur punktirt), ist rein chlorophyllgrün gefärbt; in verschiedener Abgrenzung und Größe liegt dieser Grundmasse eine intensiv karminrothe glänzende Masse an, die aber immer einen kleineren Raum einnimmt (die schwarz gehaltenen Theile der Figur). Prachtvoll blau zeigt sich der umgebende Zellsaft gefärbt (in der Figur schraffirt). Die Färbung des Zellsaftes ist nicht in allen Präparaten gleich schön, da manche Fäden den blauen Farbstoff wohl sofort diffundiren lassen. In Präparaten jedoch, wo er vollständig zurückgehalten wird, bietet sich ein prächtiges farbenreiches, buntes Bild dar, das in beistehender Figur schematisch wiedergegeben ist.



Stück eines Bangiafadens, der langsam bis 65° erhitzt wurde. In der Mitte der Zellen die geronnenen Plasmakörper *P*. Dieselben sind, soweit sie punktirt sind, grün, der schwarze Theil ist intensiv roth, der schraffirte Raum ringsum ist schön blau gefärbt. *m* Membran.

Das schmutzige Braun der lebenden Chromatophoren ist durch diese reinen Farben ersetzt, und es fragt sich nun, ob diese letzteren im Chromatophor als solche schon zusammen vorhanden waren, wie es der Entmischungsvorgang in hoher Temperatur vermuthen läßt.

Stellt man sich mit Hilfe guter Wasserfarben die entsprechenden Farbentöne, die nach der Trennung gesondert erscheinen, her, und mischt dieselben in dem entsprechenden Verhältniß, so erhält man genau die charakteristische schmutzig grünbraune Farbe, die der Chromatophor in lebendem Zustande besaß. Ursprünglich mehr röthliche Fäden enthalten wenig blau nach der Trennung der Farben und auch hier läßt sich die ursprüngliche Farbnüance durch Mischung von Wasserfarben im vorgefundenen Verhältniß wieder getreu nachahmen. Umgekehrt ist das Verhältniß bei den mehr blaugrünen Fäden, wo, weniger oder kein Roth vorhanden, ebenfalls eine künstliche Nachahmung der Nüance als Mischfarbe zu erzielen ist. Statt der mechanischen Mischung der Farben kann auch mit Vortheil eine optische angewandt werden, indem man die Farben auf eine Pappscheibe aufträgt, die beim Rotiren dann die Mischfarbe zeigt. Die zuverlässigste Methode ist jedoch die, daß man die Chromatophoren zunächst getreu nach der Natur malt und sich dann nach vollendeter Farbendifferenzirung die Mischfarbe in angegebener Weise herstellt, die dann immer der zuerst vorgefundenen natürlichen genau entspricht.

Daraus ist wohl ziemlich sicher zu schließen, daß in den lebenden Chromatophoren die genannten Farbstoffe als solche, nur in Mischung, vorhanden sind. Die Annahme nämlich, daß die drei Farbstoffe durch chemische Umwandlung eines einzigen ursprünglich vorhandenen entständen,

wird dadurch im höchsten Grade unwahrscheinlich. Denn es wäre höchst merkwürdig, wenn durch chemischen Zerfall aus einer farbigen Substanz immer gerade so gefärbte Stoffe entstehen sollten, die, mechanisch gemischt, dieselbe Mischfarbe hervorbringen. Wenn man diese Möglichkeit für einen Fall auch zugeben wollte, so wird sie durch die Thatsache, daß für alle Nüancen, die bei Bangia auftreten, ein gleicher höchst merkwürdiger Zufall im Spiele sein müßte, geradezu ein für allemal abgewiesen. Denn in den intensiv rothbraunen Fäden fand sich kein Blau, in den intensiv blaugrünen Fäden neben Grün und Blau kein rother Farbstoff bei der Differenzirung vor, wie sich überhaupt jeder Farbenton immer als Mischfarbe der einzelnen Bestandtheile zu erkennen gab.

In den Chromatophoren von Bangia fusco-purpurea sind also zwei oder drei Farbstoffe vergesellschaftet; entweder Grün mit Roth, oder Grün mit Blau, oder Grün mit Roth und Blau.

Der grüne Farbstoff ist in allen Zellen ohne Unterschied vorhanden und es war natürlich die nächstliegende Frage, ob derselbe echtes Chlorophyll sei. Die wichtigsten optischen und chemischen Erkennungszeichen dieses Farbstoffes zeigten bei ihrer Anwendung auf die geronnene grüngefärbte Masse, daß der grüne Bestandtheil in der That echter Chlorophyllfarbstoff ist[1]).

Mikrochemische Reaktionen, welche mit den beiden anderen Farbstoffen vorgenommen wurden, gaben kein besonders bemerkenswerthes Resultat; es mag hier nur erwähnt werden, daß das Roth, das sich nach der Gerinnung in ähnlicher Abgrenzung zeigt, wie die sogenannten Augenflecke bei Euglena u. a., kein Hämatochrom ist. Die mikrochemische Untersuchung der Grundsubstanzen, die sich durch rothe oder grüne Farbe auszeichnen, ergab gleichfalls keine besonderen Aufschlüsse. Es ergaben sich nur übereinstimmende Reaktionen, die alle darauf hindeuten, daß sowohl die grün, als die roth gewordene Substanz eiweißartiger Natur sind. Nach Extraktion der Farben bleiben dieselben in ursprünglichem Umfang zurück. Ob die grün gewordene Grundsubstanz dem Plasma der Chromatophoren, die rothe dem Zellplasma oder dem Kernplasma entstammt, dafür ergaben sich trotz langer, genauer Beobachtungen und Versuche keine bestimmten Hinweise. Es tritt nämlich vor der Gerinnung eine so innige Vermischung aller plasmatischen Theile auf und die Entmischung und Neudifferenzirung bei der Gerinnung ist so unkontrollirbar, daß absolut keine Anhaltspunkte in der angedeuteten Richtung zu gewinnen waren. Indessen kommt es auch auf die Beantwortung dieser hier nebensächlichen Frage zunächst gar nicht an, sondern lediglich auf die klar erkennbare Thatsache,

1) Über Chlorophyll in Fucaceen siehe HANSEN, Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III, Heft 2. pag. 289.



daß verschieden sich färbende Substanzen irgendwie auftreten, und dadurch die vorhandene Mischfarbe entmischen.

Den interessantesten Punkt bildet zunächst die Thatsache, daß in den assimilirenden Zellen der Bangia ausnahmslos echter Chlorophyllfarbstoff vorhanden ist, daß die beiden anderen, diesen beigemischten Farben sich in wechselnden Verhältnissen vorfinden, wobei der eine oder der andere dieser beiden überhaupt ganz fehlen kann. Dabei muß beachtet werden, daß die Begleitfarbstoffe, die durch ihr wechselseitiges Verhältniß drei Hauptmischfarben bestimmen, sich optisch keineswegs ähnlich sind, indem der eine die schwächer brechbaren Strahlen des Spektrums, der andere vornehmlich die stärker brechbaren absorbirt. Da trotzdem zwischen den Zellen, die neben dem Chlorophyll den rothen, und denen, die neben dem Chlorophyll den blauen Farbstoff enthalten, kein bemerkbarer Unterschied bezüglich der Entwickelung und der Funktionen sich geltend macht, so sind diese begleitenden Farbstoffe jedenfalls gegenüber dem Chlorophyll von mehr untergeordneter Bedeutung. Letzteres kommt ja, soviel man weiß, jeder assimilirenden Zelle zu; es ist eine durch ihre Farbe immer leicht erkennbare Substanz, die der Kohlensäure assimilirenden Zelle niemals fehlt, also wohl ein integrirender chemischer Bestandtheil derselben ist. Ob es aber gerade allein die Assimilation bewirkt, oder ob nicht andere nur durch ihre Farblosigkeit nicht so auffallende Stoffe eine wichtige Rolle mitspielen, darüber weiß man heute noch nichts Bestimmtes. Es ist ja nur eine zufällige Eigenschaft einer chemischen Substanz, wenn sie uns gefärbt erscheint und dadurch besonders auffällt. Ob die Farbe bei ihrer spezifischen Wirksamkeit im Organismus aber mit in Betracht kommt, oder ob sie nur eine accidentelle nicht weiter verwerthete oder nur theilweise verwerthete physikalische Eigenthümlichkeit der Substanz bildet, das ist eine weitere, schwer zu entscheidende Frage. Jedenfalls ist es aber für unsere Erkenntniß ein Vortheil, wenn eine Substanz, an deren Anwesenheit ein gewisser Prozeß immer geknüpft erscheint, auch durch ein bestimmtes Spektrum sich uns erkennbar macht, wie es beim Chlorophyll der Fall ist. — Die roth oder blau erscheinende chemische Substanz, die in Bangia noch auftritt, ist aber wenigstens mit dem Assimilationsprozeß keineswegs so eng verknüpft (wenigstens nicht in ihrer farbigen Modifikation) wie immer das Chlorophyll, und daher nicht von dieser Bedeutung.

Zur Kultur der Alge bediente ich mich im Laboratorium der Zoologischen Station zu Neapel selbstverfertigter kleiner Apparate, da sich, wie auch schon Berthold l. c. angiebt, die Pflanze unter dem Wasserniveau nicht lange lebendig hielt. Die Apparate sollten nun die intermittirende Bespülung durch Seewasser am Ufersaum nachahmen und arbeiteten mit bestem Erfolg. Dieselben bestanden aus einem Glasrahmen, der durch

eine dreiwinklig zusammengebogene Glasröhre hergestellt war und mit starkem Stramin überzogen wurde. Ein solcher Rahmen wurde bifilar aufgehängt und so torquirt, daß er langsam in die Gleichgewichtslage zurückkehren mußte. In diese einschwenkend traf er seitlich auf einen Strahl Seewassers aus dem Pumpwerk, der die Bewegung nach der Gleichgewichtslage hin aufhielt und rückgängig machte, währenddessen die Fläche des Stramins mit schäumendem Seewasser überspült wurde. Schwenkte der Rahmen durch den Stoß des Wassers zurück, so kam er aus dem Bereich des kontinuirlichen Wasserstrahls, in den er nach einiger Zeit durch die bifilare Torsion wieder eingeführt wurde. Derartige intermittirende Flutapparate blieben ununterbrochen lange Zeit in Bewegung und die Bangia entwickelte sich darauf sehr gut weiter. Die Geschwindigkeit des Wechsels läßt sich leicht nach Wunsch reguliren durch Verkürzung oder Verlängerung der Aufhängung, durch den Grad der Torsion und durch die Stärke und Richtung des Wasserstrahls. — Mein Beobachtungsmaterial in Würzburg, das von Neapel bezogen worden war, kultivirte ich in dem mit natürlichem Seewasser gefüllten Seewasserbecken des hiesigen Botanischen Instituts, wo die Pflanzen merkwürdigerweise unter dem Wasserniveau vorzüglich gediehen und sich stark vermehrten. Die Sauerstoffausscheidung war hier, besonders in der Sonne, immer eine auffallend reiche, ein Zeichen der kräftigen Assimilation dieser Alge.

XXIV.

Beitrag zur Kenntnifs der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen.

Von

F. Noll.

(Mit 4 Holzschnitten.)

Seitdem die Phytodynamik angefangen hat, die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen auf ihre interessanten Probleme zu lenken, waren besonders diejenigen Bewegungen, welche man auf äußere Einflüsse zurückführen lernte, der Gegenstand hypothetischer Spekulationen und glücklicherweise auch ernsteren Studiums.

Nachdem die äußeren Erscheinungen bald oberflächlich bekannt und später auch nothdürftig klassifizirt waren, war es vorzüglich die Mechanik der Bewegungen, die man sich in der verschiedensten Weise, je nach dem Stand der anatomischen, physikalischen und chemischen Kenntnisse zurechtzulegen suchte.

So finden wir bei Hales, einem der hervorragendsten Forscher seiner Zeit, die Expansion der Luft als das treibende Prinzip, als die motorische Kraft in die Pflanze verlegt. — Das Gewicht des nach unten drückenden Saftes, das Aufsteigen leichter Dünste, die Richtung der Dämpfe in den Holzgefäßen, das alles waren Dinge, die später noch in ernsthafter Weise herbeigezogen wurden, um die Bewegungen der Pflanzenorgane zu erklären, denen Tournefort sogar Muskeln zuschrieb.

Das Unbefriedigende aller dieser Vorstellungen, die gar nicht mehr zu einer Erklärung auch nur einigermaßen ausreichen wollten, als man die Bewegungen nackter Protoplasmakörper kennen lernte, führte schließlich dazu, daß man sich von mechanischen Erklärungsversuchen als vergeblichen Bemühungen überhaupt ganz lossagte.

Die naturphilosophische Proklamation der Lebenskraft war der Rückschlag, der den voreiligen mechanischen Erklärungsbestrebungen — denen damals noch die nothwendigsten empirischen Grundlagen fehlten, — folgen mußte. Naturwissenschaftlich denkenden Männern mußten aber die Auswüchse der philosophischen Phantasien, welchen das bloße Wort

»Lebenskraft« zur Grundlage diente, bald unwürdig erscheinen, und so finden wir die ernsten Forscher später wieder bemüht, den kausalen Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen zu ergründen.

Während Du Hamel schon früher das Licht als die Veranlassung zu Bewegungen bei Pflanzen erkannt hatte, führte jetzt Knight den experimentellen Nachweis, daß der aufrechte Wuchs der Stämme, die Abwärtsrichtung der Wurzeln auf die Einwirkung der Schwerkraft zurückzuführen sei. Auch begnügte er sich nicht mit der Feststellung der äußeren Veranlassung zur Bewegung, sondern suchte dieselbe in ihrem Zusammenhang erklärlich zu machen. Die Abwärtsbewegung der Wurzel sollte nach ihm durch das Gewicht ihres eigenen weichen Gewebes, die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Stengel dagegen durch den schweren Nahrungssaft veranlaßt werden, der, sich nach der Unterseite ziehend, diese zu stärkerem Wachsthum veranlasse.

Alle auch noch so geistreichen mechanischen Theorien über die beobachteten Reizbewegungen mußten aber noch das Ziel damals verfehlen, weil eine der fundamentalsten Kräfte, die im Pflanzenkörper zur Geltung kommen, noch gar nicht bekannt war. Erst als Dutrochet im Jahre 1826 die Endosmose entdeckt hatte und bald darauf die Erscheinungen derselben bei Pflanzenzellen wahrnahm, konnte man dem Kern der Sache näher kommen. Die bewegenden Kräfte wurden seitdem vor allem in das saftreiche Parenchym verlegt, das man früher als ganz passiv gegenüber den kontraktionsfähigen Gefäßbündeln angesehen hatte, welchen letzteren aber immer noch eine gewisse Rolle bei der Bewegung zugeschrieben wurde. Aber wenn auch Dutrochet selbst noch keine befriedigende Theorie der Bewegungen aufstellen konnte, so hat er doch den Weg angegeben, auf dem die neueren Forschungen erfolgreich weiter geschritten sind. Ohne auf die umfangreiche literarische Behandlung, welche die phytodynamischen Fragen seitdem erfahren haben [1]), hier näher eingehen zu können, möge nur noch der heutige Stand unserer Kenntnisse kurz präzisirt werden, soweit er zunächst die Reizkrümmungen membranbegabter Zellen betrifft. Diese Kenntnisse verdankt man vor allem den grundlegenden bezüglichen Untersuchungen von Sachs [2]). Durch dieselben ist festgestellt, daß die be-

1) Die wichtigste neuere Literatur findet man in den neueren Publikationen, z. B. bei Wortmann: Zur Kenntniß der Reizbewegungen. (Bot. Ztg. 1887, No. 48—51) zumal auch in Lehr- und Handbüchern angeführt und zum Theil kritisch beleuchtet. Wer sich näher für den Gegenstand interessirt, wird die wichtigste Literatur ohnehin schon kennen, so daß ich mich hier darauf beschränken kann, die mir am wichtigsten erscheinenden Schriften und solche, die meine Untersuchungen direkt berühren, als Citate anzuführen, denn bei diesem Aufsatz kommt es mir weniger auf erschöpfende historische Kritik, als auf Mittheilung neuer, und entsprechende Verwerthung älterer Beobachtungen an.

2) Vergleiche das Literaturverzeichniß in Sachs' Vorlesungen über Pflanzenphysio-

liotropischen und geotropischen Bewegungen nur in wachsenden Theilen (oder in wenigen eigens beweglich bleibenden ausgewachsenen Theilen — Blattpolster —) stattfinden, daß die Bewegung überhaupt sich als ein eigenartig beeinflußtes Wachsthum darstellt, welches einseitig gefördert, beziehungsweise verlangsamt, zu Längendifferenzen von Organhälften führt, deren nothwendige Folge eben eine Krümmungsbewegung ist.

Sachs zeigte an der Hand genauer Messungen, daß die konvex werdende Seite des Organs schneller wächst als normal, die konkav werdende Seite dagegen langsamer. Die konkav werdende Seite kann sogar in besonders bemerkenswerthen Fällen geradezu ein Verkürzung erfahren. In dieser Weise vermag sowohl das Licht wie die Schwerkraft, vermögen Wärme, Feuchtigkeit und bestimmte chemisch wirksame Stoffe das Wachsthum zu beeinflussen.

Sachs war es auch, der das Unzulängliche einer rein mechanischen Erklärung hervorhob und die Vorgänge dabei als Reizerscheinungen erkannte[1]), deren kausaler Zusammenhang wie der aller sogenannten Reizerscheinungen uns noch lange räthselhaft und wunderbar bleiben wird. Mit dieser Erkenntniß war ein wichtiger Wendepunkt in der Auffassung der Erscheinungen geschaffen. Schwerkraft und Licht wirken demnach nicht rein physikalisch, sondern als Reize auf das lebendige Protoplasma wachsender Zellen ein und bewirken eine Veränderung des Wachsthums je nach der Richtung, in welcher der Plasmakörper vom Reiz getroffen wird.

Über die Art und Weise, wie nun einmal die Schwerkraft, das andere mal das Licht, oder Feuchtigkeit oder Berührung (Reibung) die Lebensthätigkeit des Plasmas beeinflussen, kann man sich zwar wohl Hypothesen bilden, und man hat dies mit Herbeiziehung molekularer Bewegungen schon versucht. Alle diese Anschauungen haben aber der Natur der Sache nach nur einen zweifelhaften subjektiven Werth.

Was jetzt noch bei der Erscheinung als »Reiz« bezeichnet werden muß, das wird also vorläufig noch eine Lücke in der kausal-mechanischen Auffassung der Naturvorgänge bleiben müssen, denn darüber können wir uns überhaupt noch keine Vorstellung machen, die empirisch irgendwie gestützt wäre. Wohl aber kann die exakte Forschung da einsetzen, wo die Reizerscheinung anfängt, sich in Vorgängen zu äußern, die unserer heutigen chemisch-physikalischen Bildung zugänglich und verständlich sind. Die nächste Aufgabe beim weiteren Vordringen in die Frage ist demnach das

---

logie, II. Aufl. 1887, pag. 740, und in Sachs' Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865, pag. 38 und 88—112.

1) Besonders die beiden Aufsätze von Sachs: Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. Bot. Inst. Würzburg I. pag. 385 u. 584 und

Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Ebenda II. 1882. p. 226.
brachten Klarheit darüber.

Aufsuchen der ersten kontrollirbaren Arbeitsleistung, als welche sich die Reizauslösung zu erkennen giebt.

Nachdem durch Sachs die Modifikation des Wachsthums als das faßbare, konkrete Moment aufgefunden war, war auch der exakten Weiterforschung damit der Weg gezeigt: Die Mechanik der Reizkrümmungen erforschen, heißt zunächst die Mechanik des Wachsthums überhaupt zu studiren.

Von Bedeutung für die Lösung dieser Frage war daher die durch Sachs[1]) und de Vries[2]) herbeigeführte Kenntniß der Abhängigkeit des Wachsthums behäuteter Zellen vom Turgor. De Vries nahm diesen Faktor des Wachsthums denn auch in Anspruch, um die Reizkrümmungen wachsender Pflanzentheile zu erklären, indem er die Differenz im Zuwachs antagonistischer Seiten auf Turgordifferenzen zurückführte. Sachs betonte demgegenüber scharf (wie es 1854 auch schon Wigand gegenüber der Dutrochet'schen Theorie gethan) daß auch in einzelligen Organen geotropische und heliotropische Krümmungen ganz ebenso auftreten, wie in mehrzelligen, daß in ersteren aber von Turgordifferenzen keine Rede sein könne und daher jede Erklärung der Reizbewegungen, welche sich auf den mehrzelligen Bau eines Organes gründet, als falsch abzuweisen sei.

Eine Erklärung, die allgemeine Geltung haben und damit der Wahrheit voraussichtlich näher kommen soll, muß daher von den einzelligen resp. von den nicht cellulären Pflanzen ihren Ausgang nehmen. Auch bei diesen Pflanzen ist das Längenwachsthum vom Turgor abhängig und da bei dem überall gleichmäßigen Turgordruck dieser Pflanzen sich bei der Krümmung dennoch die Membran einer Seite stärker verlängert, als die der gegenüberliegenden, so muß es an den Eigenschaften der Membran selbst liegen, daß sie verschieden stark sich streckt.

So führt die Betrachtung der Reizbewegungen einzelliger Pflanzen nothwendig auf die Eigenschaften der Membran hin, die unter normalen Verhältnissen vom Turgor elastisch gedehnt ist und durch ihre pralle Spannung die Festigkeit und Lage des Organs gewährleistet. Einseitige Veränderungen im Wachsthum oder auch nur in der Dehnungsfähigkeit der Membran werden so als Krümmungen der Zelle zum Ausdruck kommen müssen.

Auch für vielzellige Organe würde diese Erklärungsweise, falls sich sichere Anhaltspunkte dafür in der Wirklichkeit böten, mit kleinen Modifikationen vollkommen anwendbar sein.

Diese Überlegung ist denn auch schon von verschiedenen Autoren für die Erklärung der Reizkrümmungen in Betracht gezogen worden und hatte zumal für den Heliotropismus direkte Beobachtungen für sich, — Beobachtungen, aus denen hervorging, daß die Membranen im Dunklen und im

---

1) Sachs Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. (3. Buch. § 14).

2) de Vries, Untersuchungen über die mechan. Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.

Schatten dünner und geschmeidiger ausgebildet werden, als in vollem Licht. In der vierten Auflage seines Lehrbuches giebt Sachs diesem Gedanken einen bestimmteren Ausdruck, indem er, auf die Untersuchungen Kraus' hinweisend, daß durch Lichtmangel die Dehnbarkeit der Membran gesteigert wird, fortfährt: »Dasselbe ließe sich nicht nur für die Schattenseite eines zum Licht hingekrümmten vielzelligen Internodiums, sondern auch für einen Vaucherien- oder Nitellenschlauch annehmen, indem man glauben könnte, daß die Wand auf der Lichtseite sich stärker verdickt und deshalb minder dehnbar wird, dem Saftdruck also weniger nachgiebt und infolge dessen auch langsamer wächst. Beobachtungen an einzelligen heliotropisch gekrümmten Schläuchen liegen jedoch nicht vor.«

Dahinzielende Beobachtungen hat nun vor Kurzem Wortmann[1]) vorgenommen, und zwar führten ihn seine Untersuchungen zu dem Resultate, daß bei einzelligen Schläuchen eine einseitige Verdickung der Membran die Krümmungsursache abgebe, bei vielzelligen Organen dieselbe Krümmung aber durch Verdickung der ganzen Wände in den Zellen der konkav werdenden Seite zu stande komme. Die Membranverdickung selbst erklärt er aber als Folge einer Protoplasmaansammlung an der jeweilig konkav werdenden Organseite. — Verschiedene Punkte, denen ich in diesen Ausführungen nicht zustimmen konnte[2]) veranlaßten mich, auch meinerseits die Frage noch einmal selbständig experimentell zu untersuchen. Es bewogen mich dazu hauptsächlich folgende Punkte der Wortmann'schen Untersuchung:

Die Resultate derselben sind nicht während der Bewegung, zumal nicht bei der beginnenden Krümmung, wo doch die Veranlassung zur Krümmung zum normalen Zustand hinzutritt, gewonnen, sondern nach derselben, an fertig gekrümmten Objekten. Das für die mehrzelligen Pflanzen angegebene Resultat ist zudem aus Versuchen entnommen, in denen die Krümmung ganz verhindert, und die Pflanze lange Zeit ganz abnormen Bedingungen ausgesetzt war. — Demgegenüber schien es mir geboten, die Krümmungsmechanik während der Bewegung selbst, sozusagen in flagranti bei normalem Verlauf festzustellen. Nur so ist die Garantie geboten, daß die wahrgenommene Veränderung auch wirklich direkt und ursächlich mit der Bewegung zusammenhängt und als primäres Moment angesprochen werden darf. Ich habe die Beobachtungen daher vornehmlich bei eben beginnender Krümmung oder während der Maximalbewegung angestellt, auf die Verhältnisse nach vollendeter Bewegung dagegen keinen Werth mehr gelegt.

Auch gelegentliche Versuche, die ich mit Bryopsis und Derbesien angestellt hatte, ließen mir eine erneute Prüfung der unmittelbaren Krümmungsursache wünschenswerth erscheinen. Die aus einfachen Schläuchen

---

1) J. Wortmann, Zur Kenntniß der Reizbewegungen. Botan. Ztg. 1887. No. 48—51. Ders., Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1887. Heft 10. pag. 459.

2) Vergl. mein Referat in der Naturw. Rundschau. 1888. No. 24.

bestehenden Sproßachsen dieser Algen sind sehr ausgesprochen heliotropisch, und ich untersuchte vor einiger Zeit dieselben gerade auch auf eine einseitige Verdickung der Zellmembran bei der Krümmung. Davon war jedoch während der Krümmung nichts zu bemerken; dagegen fiel mir auf, daß an scharf umgebogenen, auch an mechanisch umgeknickten Stellen die Membran gewöhnlich eine größere Dicke zeigte. Diese Veränderung schien also offenbar eine Folge der stattgehabten Krümmung, nicht aber ihre Ursache zu sein[1]). Ich gab den Versuch, die Krümmung auf lokale Verdickungen der Membran zurückzuführen, aber vollends auf, als ich bemerkte, daß die Zellhaut, selbst bei ganz gerade gewachsenen Schläuchen streckenweise ganz verschiedene einseitige Dicke aufwies. (Daß diese dickeren Partien keine Krümmung herbeigeführt hatten, konnte nur daran liegen, daß die Zellhaut an diesen Stellen entsprechend dehnbarer war, als an den dünneren.) Auf eine andere Beobachtung, die mir damals ganz paradox erschien, daß nämlich die Krümmung bei Herabsetzung des Turgors in gleicher Weise wie bei Erhöhung desselben sich verändert, in beiden Fällen nämlich zunächst zunimmt, werde ich später zurückkommen, wenn sich die Erklärung dafür von selbst ergiebt.

Drittens bewog mich zur erneuten Untersuchung eine prinzipielle Lücke, die dem Wortmann'schen Erklärungsversuch anhaftet, nämlich die, daß die auffallendste Veränderung des Wachsthums, seine starke absolute Steigerung auf der Konvexseite, gar keine Erklärung erfährt, sondern nur die einseitige Retardation. Wie man an jedem kräftig sich krümmenden Internodium durch Messung feststellen kann, ist die Retardation des Wachsthums auf der Konkavseite aber meist geringer als die auffallende Acceleration desselben auf der Konvexseite.

Soll eine Erklärung der Krümmungsmechanik den Thatsachen nahe kommen, so muß dabei vor allem diese Wachsthumsförderung als Hauptmoment in Betracht gezogen werden.

Es ist also eine spezielle Wachsthumsfrage, die man sich zur Beantwortung hier vorlegen muß, speziell insofern, als es sich darum handelt, die einseitige Beschleunigung desselben zu erklären, allgemein aber inso-

---

1) Auch bei Phycomyces findet man diese Erscheinung unter denselben Umständen vor, wie es Elfving unabhängig von mir auch auffand und eingehender beschrieben hat: Zur Kenntniß der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. Särtryck ur Öfversigt af Finska Vet. Soc.'s Förhandlingar Bd. XXX. Helsingfors 1888. Auch Elfving ist überzeugt, daß in der Verdickung der Membran unter diesen Umständen eine Folgeerscheinung, nicht die Ursache der Krümmung vorliegt, »daß wenigstens das, was in dem einen Falle als Folge nachgewiesen, in dem andern nicht ohne Beweis als Ursache betrachtet werden darf.« In einem kurz vor der Elfving'schen Mittheilung erschienenen, oben citirten Referat hatte ich diesem Zweifel auch schon Ausdruck gegeben. An der Berechtigung und Bedeutung dieser Einwürfe hat eine neueste Publikation Wortmann's: Zur Beurtheilung der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. (Bot. Ztg. 1888. No. 30 u. 31) nichts geändert.



weit, als die Frage der Mechanik des Wachsthums (der Zellstreckung) an sich dabei zur Grundlage dienen muß.

Wie bekannt und schon oben betont, ist die Zellstreckung abhängig vom Turgor der Zelle. Sachs und de Vries, welche diese wichtige Thatsache feststellten, bildeten sich auch eine Vorstellung, wie diese Abhängigkeit des Flächenwachsthums vom Saftdruck der Vakuolen zu denken sei. Unter der Herrschaft der Intussusceptionstheorie, welche von Nägeli fast bis zur Gewißheit wahrscheinlich gemacht worden war, ließ sich die aufgefundene Relation am natürlichsten so erklären, daß durch eine Dehnung der Cellulose, d. h. durch ein Auseinanderzerren ihrer Micelle erst der Raum zur Einwanderung und Einlagerung neuer Zellhautmoleküle geschaffen würde.

Heute, wo schwerwiegende Gründe gegen die Intussusceptionslehre vorgebracht, ihre Hauptstützen zusammengerissen sind und thatsächliche Beweise für das Wachsthum durch Apposition vorliegen, muß die Zellstreckung und ihre Abhängigkeit vom Turgor mit der neu gewonnenen und für richtig erkannten Anschauung in Einklang gebracht werden. An anderem Orte[1]) wurde schon darauf hingewiesen, daß die Relation zwischen Streckung und Turgor im Lichte der Appositionslehre ein nothwendiges Postulat ist, nicht aber a priori für die Intussusceptionslehre, und daß neuere Beobachtungen, welche dafür zu sprechen schienen, daß sich eine behäutete Zelle ohne Mitwirkung des Turgors vergrößern könne, thatsächlich diese Relation nicht in Frage stellen.

Übereinstimmend mit dieser Relation faßt man auf Grund der Appositionslehre das Flächenwachsthum so auf, daß dasselbe vornehmlich auf einer passiven Dehnung der Wand beruhe, einer Dehnung, die bei gleichmäßig bleibendem Turgor dadurch immer weiter gehen kann, daß die Membran vom Plasma weicher, dehnbarer gemacht, ihre elastische Gegenwirkung daher herabgesetzt wird. Die Ausdehnung von Membranschichten auf diese Art ist keineswegs eine bloße Vermuthung oder nothwendige Voraussetzung. Sie läßt sich, wie andere Beobachter (Schmitz, Strasburger, Klebs), und auch ich, festgestellt haben, direkt sehen und messen[2]).

Die Zellstreckung ist in ihrer Mechanik daher unter anderem abhängig von zwei Variablen: Erstens von der Größe des Turgors, zweitens von der Dehnbarkeit der Wand. Eine Förderung des Wachsthums, um die es sich hier zunächst handelt, kann also sowohl durch Erhöhung des Turgors als auch durch eine erhöhte Dehnbarkeit der Membran herbeigeführt werden.

---

1) Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Habilitationsschrift. Würzburg 1887. (Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. zu Frankfurt a. M. Bd. XV. pag. 156.)

2) l. c. pag. 133.

Bei einzelligen Schläuchen, die wir bei der Untersuchung immer zuerst berücksichtigen müssen, fällt eine einseitige Turgorerhöhung weg, es bleibt daher die erhöhte Dehnbarkeit der Membran als das Moment übrig; das bei einzelligen, wie bei vielzelligen Organen eine einseitige Acceleration der Streckung bewirken kann. (Eine Retardation auf der gegenüberliegenden Organseite läßt sich dann analog auf relativ verminderte Dehnbarkeit zurückführen.)

Diese, durch alle bisherigen Betrachtungen sich theoretisch nothwendig aufdrängende mechanische Vorbedingung zur Reizkrümmung war nun experimentell auf ihre wirkliche Existenz hin zu prüfen.

Die Prüfung selbst ist nun wegen der Kleinheit und Unhandlichkeit des Untersuchungsmaterials nicht in genauer Weise direkt, d. h. durch die Bestimmung der relativen Verlängerung der isolirten Zellwände bei Zug, möglich. Es mußten deshalb andere Methoden angewandt werden, welche auf die relative Dehnbarkeit der Zellwände schließen ließen. Bei meinen Untersuchungen wandte ich deren drei an.

Die erste beruhte auf demselben Prinzip, dessen sich 1848 schon Brücke zur Bestimmung der relativen Spannungen im Blattpolster der Mimosa pudica bediente. Wie dieser Physiologe aus dem, bei der mechanischen Biegung einseitig auftretenden Gegendruck auf den Widerstand eines stärkeren oder schwächeren Turgors schloß, so suchte ich durch den bei derartigen Biegungen auftretenden einseitigen Zug den Widerstand der Membranen gegen diesen, mit andern Worten also ihre relative Dehnbarkeit auf den antagonistischen Seiten festzustellen.

Eine zweite Methode, der ich noch mehr Genauigkeit und Beweiskraft zutraue, bestand in der genauen Beobachtung der Bewegungen, welche das in der Krümmung begriffene Organ, besonders das einzellige, bei der Plasmolyse zeigt. Aus den Veränderungen, welche hier (umgekehrt wie bei der ersten Methode) bei der Aufhebung der dehnenden Kraft vor sich gehen, läßt sich auf die relative Dehnbarkeit gespannter Membranen, wie weiter unten gezeigt werden wird, ein sicherer Schluß ziehen. Zudem ist diese Methode, die für äußerst geringe Veränderungen in der Zellhaut empfindlich ist, viel leichter ausführbar, als die erstere.

Als drittes Untersuchungsmittel diente die mikroskopische Untersuchung, verbunden mit genauer Messung der relativen Längen- und Dickenverhältnisse. Die Messung wurde meist mit dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat bei Anwendung starker Vergrößerungen und unter Berücksichtigung resp. möglichster Vermeidung der dabei möglichen Fehlerquellen ausgeführt.

Diese letztere Untersuchung, welche zwar keinen unmittelbaren Aufschluß über die relative Dehnbarkeit giebt, war dennoch erwünscht und nothwendig, einmal zur Prüfung der vorausgesetzten Art des Wachsthums,

sowie auch zur nothwendigen Ergänzung der Ergebnisse, welche die zweite, die Plasmolysirmethode lieferte.

Bevor ich jedoch auf diese speziellen methodischen Untersuchungen näher eingehe, möchte ich noch einige Charakterzüge aus der äußeren Erscheinung der Reizkrümmungen hervorheben, welche für die Beurtheilung der Mechanik schon äußerlich werthvolle Fingerzeige geben. Ich kann mich in dieser Beziehung kurz fassen, da in den zahlreichen, auf sorgfältige Experimente und genaue Messungen gestützten Publikationen von Sachs die wichtigsten Erscheinungen schon klar beschrieben sind[1]). Es soll nur einiges hier herausgegriffen werden, was gerade für unsere Betrachtung über die Mechanik des Wachsthums besonders lehrreich ist.

Die näher zu besprechenden Reizbewegungen sind meist geotropischer oder heliotropischer Natur. Beide unterscheiden sich aber, soviel man bis jetzt weiß, eigentlich nur dadurch, daß sie auf verschiedene Reize hin ausgeführt werden. So kann das Protoplasma des einen Organes nur geotropisch, das des andern nur heliotropisch empfindlich sein. Beide Organe, falls sie sich sonst ähnlich sind, führen aber Krümmungen aus, denen man es nicht an sich ansehen kann, ob Schwerkraft oder Licht den Reiz dazu abgegeben haben. Ebenso wenig kann man es mikroskopisch oder sonstwie feststellen, ob ein gekrümmtes Stück eines in seinen Reizbarkeiten unbekannten Organes sich positiv oder negativ gegenüber einem Reize verhalten hat. Die Mechanik der Krümmungen, das sichtbare Geschehen, scheinen bei allen Reizkrümmungen dieselben zu sein, nur werden sie durch spezifische Reizbarkeiten in Betrieb gesetzt. Man kann diesen Umstand, der auf den ersten Blick merkwürdig erscheint, sich dadurch plausibler machen, daß man sich etwa eine mit allem Nothwendigen beschickte Dampfmaschine, aber noch ungeheizt denkt, deren Feuer in dem einen Falle durch Licht, im andern durch Wärme oder durch Stoß, durch Elektrizität oder durch Feuchtigkeit oder aber durch bestimmte chemisch wirksame Stoffe entzündet wird: Jedesmal kommt dann derselbe Mechanismus in Gang, jedesmal wird dasselbe geleistet und immer war die Ursache, die das alles auslöste, eine andere. Wie aber bei dieser Maschine die hervorgerufene Thätigkeit in gar keinem rationell erscheinenden Verhältniß zu der sie auslösenden äußeren Veranlassung steht, so verhält es sich mit der Krümmung gegenüber dem sie veranlassenden Reiz. Bei der Dampfmaschine nennen wir es nicht Reiz, weil wir die Verbindungsglieder und den ganzen Mechanismus kennen. Wie hier aber durch die verschiedensten äußeren Einflüsse immer dieselbe latente Kraft (Wärme) frei gemacht wird, so wird auch wahrscheinlich in der Pflanzenzelle immer derselbe bestimmte latente Zustand, von dem wir aber nichts wissen, durch die

1) Ich verweise ganz speziell auf die großen, genau nach der Natur aufgenommenen Zeichnungen, die diesem Hefte von Sachs auf 7 Tafeln beigegeben sind.



verschiedenen »Reize« in Aktivität versetzt. Als Reize können hier wohl alle Einflüsse dienen, die das Wachsthum und das Wohlergehen eines Organismus irgendwie fördernd oder hindernd alteriren, wenn es auch nicht gesagt ist, daß die Pflanze auf sie als einen Reiz immer abgestimmt ist. —

Es wird im Nachfolgenden also immer einfach von Reizkrümmungen ganz allgemein gesprochen werden, gleichgiltig ob Schwere, Licht, Wärme oder Berührung (Reibung) u. s. w. dieselbe veranlaßten. Auch das bleibt für uns unwesentlich, ob die Krümmung eine sogenannte positive oder negative gegenüber dem Reize ist: Wir haben bei Betrachtung der Mechanik nur das Organ an sich, und seine antagonistischen Seiten, die Konkavseite und die Konvexseite zu betrachten.

Unter der Fülle der Erscheinungen ist, wie schon bemerkt, besonders diejenige beachtenswerth, daß ein einzelliges Organ oder ein nicht cellulärer Schlauch äußerlich analoge Krümmungserscheinungen zeigen, wie ein vielzelliges. Jedoch ist die Krümmung des vielzelligen nicht so ohne weiteres aus den selbständigen Elementarkrümmungen seiner einzelnen Zellen zusammengesetzt zu denken. Eine einzelne Zelle im Verband verhält sich nämlich der Reizeinwirkung gegenüber keineswegs wie eine individualisirte einzelne Zelle. Denn letztere führt für sich die ganze Bewegung bis in die Gleichgewichtslage aus, dadurch, daß die Konvexseite länger, die Konkavseite kürzer ist. In einem vielzelligen Organ strecken sich dagegen die Zellen der Konvexseite auf allen Seiten, und umgekehrt bleibt die ganze Membran der Zellen auf der Konkavseite in der Streckung relativ zurück. In dem medianen Längsschnitt eines gekrümmten vielzelligen Organs vertheilen sich die betreffenden Längenunterschiede auf die Gesammtmembranen der antogonistischen Seiten. Ein vielzelliges Organ krümmt sich daher wie ein einheitliches höheres Ganze, nicht durch Addition selbständiger Krümmung seiner Elementartheile.

Höchst interessant ist es nun zu sehen, daß Organe, die aus einzelnen Schläuchen zusammengesetzt sind, — so die aus Hyphen bestehenden Strünke der Hutpilze — sich ebenso verhalten, wie mehrzellige Körper. Die einzelnen, neben einander verlaufenden Pilzschläuche krümmen sich da nicht etwa wie isolirte Hyphen, sondern die der Konvexseite[1]) verlängern sich durch Streckung ihrer ganzen Membran relativ sehr stark gegenüber den Hyphen der Konkavseite. Merkwürdigerweise macht sich hier also der Antagonismus nicht auf den gegenüberliegenden Zellwandhälften, sondern in den ganzen Schläuchen der gegenüberliegenden Organ-

1) Mit Konkav- und Konvexseite bezeichne ich nicht nur die schon konkave oder konvexe Seite, sondern um kurz zu sein auch die konkav werdende, resp. die konvex werdende Seite, die ja, auch wenn sie anfangs noch gerade sind, den Krümmungszustand schon latent in sich tragen, wie die Nachwirkung zeigt. Wo sich aus der kurzen terminologischen Fassung Irrthümer ergeben könnten, sind dieselben aber durch die nähere Bezeichnung vermieden.



hälften geltend. Auch insofern ist die (z. B. geotropische) Krümmung der Pilzstrünke von Interesse, als eine direkte Plasmawanderung von der Konvex- nach der Konkavseite, die WORTMANN behauptet und als primäre Reizerscheinung annimmt, hier wohl von vorne herein ausgeschlossen bleibt[1]).

Ein weiteres Moment von allgemeiner Bedeutung tritt, wie betont, in dem Umstand auf, daß nur wachsende oder wachsthumsfähige Theile (soweit nicht Bewegungen von Blattpolstern dazu kommen) zu Reizkrümmungen befähigt sind. Damit ist nicht überhaupt gesagt, daß ausgewachsene Theile nicht geotropisch, heliotropisch und anders reizbar sein könnten: Nur das ist sicher, daß keine Auslösung zur Bewegung mehr stattfindet, es sei denn mit Hilfe eines nachträglich eingeleiteten Wachsthums. Das Wachsthum bildet eine so fundamentale Vorbedingung für die Krümmung, daß ein einheitlich reizbares Organ bei einheitlicher Lage seiner Theile dort die stärkste Krümmung zeigt, wo es am lebhaftesten sich streckt. Selbst die kambiale Zuwachszone der Bäume scheint zu Krümmungen befähigt zu sein. Im allgemeinen stellen sich derselben freilich zu erhebliche Schwierigkeiten in Gestalt der massiven Holzmassen älterer Jahresringe entgegen. Bei jungen, noch geschmeidigen Stämmchen ist jedoch zuweilen der kambiale, geotropisch erregte Zuwachs im stande, den passiven Widerstand der nicht mehr wachsenden Gewebe etwas zu überwinden. Besonders das geschmeidige Holz der jungen 2—3 jährigen Triebe unserer einheimischen Coniferen wird verhältnißmäßig leicht passiv gekrümmt, so daß man an jungen, aber schon verholzten Tannenzweigen nicht selten eine, noch Jahre lang fortdauernde geotropische Aufrichtung verfolgen kann, die seitens der wachsenden Gewebe der Kambialzone und der Rinde durchgeführt werden dürfte.

Ein Objekt, an dem die absolute Förderung des Wachsthums sehr schön zu tage tritt, das sich überhaupt aus mehrfachen Gründen ganz vorzüglich zu Reizkrümmungen seines ausgesprochenen Geotropismus und Heliotropismus wegen eignet, ist Hippuris vulgaris. Kerzengerade und lothrecht erheben sich die Sprosse dieser Pflanze über den Wasserspiegel, wenn nicht gerade intensiver Sonnenschein sie einseitig trifft. Dann nämlich findet man je nach dem Stand der Sonne eine heliotropische Beugung zu dieser hin, die aber alsbald wieder durch den Geotropismus ausgeglichen wird, wenn die Sonne hinter den Wolken oder unter dem Horizont verschwindet. Auch abgeschnitten und mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, behalten diese Sprosse ihre hohe Reizbarkeit bei kräftiger Turgeszenz und ergiebigem Wachsthum lange Zeit bei, so daß sie zu Krüm-

1) Die Konvexseite scheint bei Pilzstrünken außerdem auch mechanisch seitens der darüberliegenden sich krümmenden Gewebe ausgedehnt zu werden. Bei stark gekrümmten Hutstielen findet man zuweilen den Zusammenhang der Hyphen einseitig aufgehoben, so daß der Stiel da wie geborsten aussieht. Die Hyphen der Konvexseite sind denn auch in der That wie bei mechanischer Knickung zerrissen (SACHS).

mungsversuchen wie geschaffen sind. Das schwammige, durch viele große Intercellularen unterbrochene Gewebe ist dabei geschmeidig und die Sprosse tragen dazu ihre natürlichen Markirungen nicht weit von einander entfernt in der Gestalt der Blattquirle an sich. — So lange die Internodien zwischen diesen noch jung und kurz sind, zeigen sie eine runzlige matte Oberfläche, sie sehen wie welk und verschrumpft aus. Werden sie älter und dabei länger und dicker, so geht die runzlige Oberfläche in eine glatte und glänzende über. Wird das Internodium zwischen den sich ausbreitenden Quirlen sichtbar, dann dauert es noch einen bis mehrere Tage, bis es die Größe erreicht hat, wo es glatt und glänzend erscheint.

Schneidet man nun die Gipfel von Hippurissprossen einige (8—10) Centimeter weit unter der Spitze ab und legt sie wagrecht in eine, mit Glasscheiben bedeckte Schale, deren Boden von dünner Wasserschicht eben bedeckt ist, so krümmt sich der Sproß sehr rasch mit seinem Ende und seiner Spitze aufwärts, indem die dazwischen liegenden, immer in der Horizontalen verharrenden Internodien sich krümmen und die älteren und jüngeren bald senkrecht stellen. Dieses Resultat ist in wenig Stunden erzielt, und wenn man vorher die Internodien betrachtet und gemessen hat, so findet man, daß die zwei bis drei sehr stark gekrümmten auf der Konvexseite eine Länge und Oberflächenbeschaffenheit erreicht haben, die sie bei normalem senkrechtem Wuchs erst in einem oder mehreren Tagen erreicht hätten. Die Konkavseite findet man während dieser kurzen Zeit fast gar nicht verlängert. Ein solches junges Internodium, das sich bei aufrechtem Wuchse in 12 Stunden von 4 mm auf 5 mm allseitig gleichmäßig verlängert hatte, zeigte nach Horizontallegung nach weiteren 12 Stunden eine Verlängerung der Oberseite von 5 auf $5^1/_4$ mm, auf der Unterseite aber eine solche von 5 auf 10 mm, also eine Verdoppelung seiner Länge. Die Zuwachse waren dabei also folgende in 12 Stunden:

normal	konkav	konvex
1 mm	$^1/_4$ mm	5 mm.

Das ist also auf der Konvexseite eine 5 fache Streckung als die normale und eine 20 fache derjenigen auf der Konkavseite. Andere genau gemessene Internodien zeigten nahezu proportionale Verhältnisse[1]). Vergleicht man nun mit den Längendifferenzen bei der Krümmung die Zunahme, die ein aufrechtes Internodium während der gleichen Zeit erfährt, so findet man das Charakteristische einer Reizkrümmung hier auf das schärfste ausgeprägt: Ein enorm gesteigerter Zuwachs auf der Konvexseite, ein etwas weniger herabgesetzter Zuwachs auf der Konkavseite.

Noch schlagender zeigt sich der Hauptcharakterzug der Reizkrümmung, nämlich der Umstand, daß es auf eine einseitige Förderung des Wachsthums

1) Vergleiche dazu auch die Zuwachswerthe auf den, diesem Hefte beigegebenen Tafeln von Sachs.



ankommt und nicht allein auf einseitige Verlangsamung der Streckung, bei den Grasknoten (ebenso bei den knolligen Anschwellungen an den Nodien anderer Pflanzen, der Caryophyllinen, Tradescantien, Polygonum, Balsaminen).

Betrachten wir hier nur die polsterartigen Anschwellungen der Blattbasen bei den Gräsern, die hier die sog. Knoten bilden. Dieselben bieten unter obigen Pflanzen den Vortheil, die Reizerscheinungen am klarsten zu zeigen und am besten studirt und bekannt zu sein. Bei normalem aufrechtem Wuchs des Halmes wird das Wachsthum des »Knotens« bekanntlich sehr bald vollständig sistirt. Die Streckung, die bei anderen Geweben der Zelltheilung folgt, tritt hier nicht oder nur sehr beschränkt auf, so daß die Zellen des Knotens im Gegensatz zu denen der Internodien kurz, gedrungen bleiben. Ihre Wände sind aber ziemlich dick, die durchlaufenden Gefäße und Collenschymstränge (im Halm als Sklerenchym entwickelt) wie die Wandungen der Parenchymzellen gut ausgebildet, wenn auch noch weich und geschmeidig. Wird der Grashalm aus seiner normalen aufrechten Lage herausgebracht und schief, oder besser horizontal gelegt, so hört alsbald der Ruhezustand des Gewebes der Unterseite auf und die Zellen derselben beginnen nun, durch den Gravitationsreiz veranlaßt, sich lebhaft zu strecken. Die Zellen der Oberseite dagegen verharren fast unverändert in ihrem Ruhestand. Die Krümmung kommt also hier ausschließlich durch die Thätigkeit der Konvexseite zu stande, und eine Retardation des Wachsthums auf der Konkavseite als Veranlassung zur Reizkrümmung kommt hier ganz außer Frage, da vorher kein Wachsthum vorlag. Es wirft ein aufklärendes Licht auf die Gesammterscheinung der Reizkrümmungen, daß der Streckungsvorgang hier durch den Reiz erst ins Leben gerufen wird. Wäre, wie bei jungen Internodien, das Gewebe allseitig im Streckungsvorgang begriffen, so könnte natürlich der Erfolg des Reizes auch hier sich nur in einer einseitigen relativen Steigerung bezw. Verzögerung geltend machen.

Wenn wir nun an dem Ergebniß festhalten, das uns die Betrachtung der Grasknoten geliefert hat, daß der Reiz vor allem den Streckungsmechanismus in Aktion setzt, so wird es sich empfehlen, den Vorgang, wie er sich bei den Grasknoten abspielt, etwas genauer zu betrachten. Was die zahlenmäßige Verschiedenheit der beiden antagonistischen Seiten anlangt, so liegen genaue Messungen von Sachs vor, auf die ich mich hier berufen kann. So fand dieser Forscher an zwei Maisknoten, die sich geotropisch krümmten[1]):

---

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. pag. 824.

Eingehender behandelt findet man die geotropischen Erscheinungen an Grasknoten bei

Sachs, Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. 1872. Heft II, pag. 204, und

de Vries, Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landw. Jahrbücher von Thiel. 1880.

		vor der Krümmung	nach der Krümmung
I.	die Oberseite	4,0 mm	3,0 mm
	die Unterseite	5,0 mm	11,0 mm
II.	die Oberseite	5,0 mm	4,5 mm
	die Unterseite	5,0 mm	12,5 mm.

Die daraus ersichtliche Verkürzung der Oberseite, auf die wir später mehr allgemein zurückzukommen haben, ist vornehmlich aus einer mechanischen, bei der Knickung auftretenden Pressung seitens der Konvexseite zu erklären.

Neben der sehr bedeutenden Verlängerung, die auch hier in kurzer Zeit über die Verdoppelung der ursprünglichen Länge (in vielen andern Fällen über eine Verfünffachung) der Konvexseite hinausgeht, tritt auch noch eine oft erhebliche Anschwellung des Knotengewebes auf der Konvexseite ein (vergl. Fig. 1 *a*,*b*,*c*). Diese Anschwellung, welche den Eindruck macht, als sei das Gewebe hier aufgequollen, deutet darauf hin, daß bei dessen Zellen, die sich auch wegen der entgegenwirkenden Last nicht frei strecken können, entweder der Turgor sehr stark gestiegen ist und das Volumen so auftreibt, oder aber die Dehnbarkeit der Zellwände hier so herabgesetzt ist, daß sie aus diesem Grunde so anwachsen.

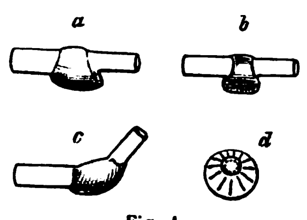


Fig. 1.
Erklärung im Text.

Besonders instruktiv werden die Vorgänge an Grasknoten, wenn man den Halm zwingt, in der ursprünglichen Horizontallage zu verbleiben. Man erreicht dies leicht mittels enger langer Glasröhren, die man über die Knoten hinüberschiebt.

Der Anstoß zur Vergrößerung wird den Zellen der Unterseite auch hier von dem Gravitationsreiz gegeben; die dabei in Wirksamkeit tretenden physikalischen Kräfte können aber keine Krümmung durch Streckung hervorbringen und führen zu ganz eigenartigen Auswüchsen und Schwielen auf der Unterseite, in denen also wieder der kräftige Wachsthumsdrang ihrer Zellen zum Ausdruck gelangt. Fig. 1 zeigt in *a* und *b* derartige Knoten, die sammt den Internodien in einer engen Glasröhre steckend, das Wachsthum der Unterseite in abnorme Bahnen gelenkt zeigen. Man gewahrt in vielen Fällen eine pantoffelartige Vorwölbung, die sich vordrängt (*a*), oder gleichmäßige polsterartige Auswüchse nach unten (*b*). Diese lassen beim Durchschnitt erkennen, daß das ganze Gewebe des Knotens sammt den die Gefäße begleitenden Kollenchymbündeln an der Anschwellung theilgenommen hat (Fig. 1 *d*). In anderen Fällen gewahrt man das Polster in zwei oder drei Polster getheilt, die, von tiefen Querfurchen durchschnitten, sich mit großer Kraft der Glasröhrenwand angepreßt haben. Während die Unterseite solchergestalt ihrem Vergrößerungsstreben Ausdruck giebt, zeigt

sich die Oberseite nahezu unverändert. Nur in seltenen Fällen ist eine kaum merkliche Verlängerung nachweisbar, die zudem auf den Zug, den die unteren Zellen auf die oberen Gewebe übertragen und dem diese durch ihre Festigkeit und Elastizität Widerstand leisten, zurückgeführt werden muß[1]).

Es geht also auch aus dieser Modifikation der Versuche mit Grasknoten hervor, daß die Unterseite durch den Reiz in eine kräftige Aktion versetzt wird, daß ein positiv verändertes Wachsthum zur Krümmung führt, nicht aber eine bloße Hemmung in der normalen Aktion der Oberseite.

Nachdem diese wichtige Thatsache aus den makroskopischen Beobachtungen klar hervorgegangen ist, mögen die genaueren Untersuchungen über die physikalische Veranlassung dieser Wachsthumsförderung folgen.

Aus theoretischen Gründen, sahen wir schon, ist es nicht wahrscheinlich, daß eine Verstärkung des Turgors dabei mitwirkt. Auf die theoretische Unwahrscheinlichkeit hin darf man dies allerdings keineswegs als sicher annehmen. Es könnte ja immer noch der Modus der Krümmung bei vielzelligen Organen dadurch von dem bei einzelligen etwas abweichen.

Ein erhöhter Turgor in den Zellen der Konvexseite setzt nun aber eine größere prozentische Quantität osmotisch wirksamer Substanzen in diesen Zellen voraus, mit andern Worten einen stärker konzentrirten Zellsaft. Diese erste Voraussetzung trifft aber nach den eingehenden Untersuchungen von Kraus[2]) bei sich krümmenden Organen nicht zu. Im Gegentheil ist der Zellsaft auf der Konvexseite relativ ärmer an osmotisch wirksamen Substanzen, als auf der konkaven. Wortmann[3]) gelangte auf anderem Wege zu dem Resultat, daß die osmotische Wirkung der Konvexseite und daher der Turgor derselben nicht größer als der der Konkavseite ist. Er beobachtete, um dies festzustellen, mikroskopisch den Eintritt der Plasmolyse in antagonistischen Zellen bei allmählich gesteigerter Konzentration der umgebenden Salpeterlösung und fand, daß »die partielle Abhebung des Protoplasmas von der Membran sowohl in den Zellen der konvexen als

1) Wortmann sucht (Bot. Ztg. 1888. No. 30 u. 31 Sep. Abdr. pag. 7) plausibel zu machen, daß unter solchen Umständen auf die Oberseite kein Zug ausgeübt wird, was aber dem Prinzip von Wirkung und Gegenwirkung widerspricht. Die Gegenwirkung der auf der Glasrohrwandung senkrechten Druckkomponente bei der Krümmung nimmt die Glasröhre auf sich, die Gegenwirkung der Komponente in der Achse des Organes wirkt auf die kurz bleibenden Zellen, also vornehmlich die der Oberseite. — Woher käme sonst die Zusammendrückung der unteren Gewebe in der Längsachse bei der Verhinderung der Krümmung?

2) G. Kraus, Über die Wasservertheilung in der Pflanze. II. Der Zellsaft und seine Inhalte. (Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle). 1882. Nach Kraus ist das Saftgewicht von Sambucussprossen, die horizontal gelegt, aber noch vor der Krümmung stehen, in folgender Weise verändert. Bei drei Sprossen war das Mittel des Saftgewichtes auf der oberen Hälfte 1,0181, auf der unteren 1,0168. Der nach de Vries osmotisch sehr schwach wirkende Zucker nimmt auf beiden Seiten zu, stärker jedoch auf der Konvexseite.

3) Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. l. c.

der konkaven Seite immer bei derselben Konzentration der Salzlösung gleichzeitig« eintrat. Ich habe in ähnlicher Weise eine ganze Reihe von Beobachtungen mit den verschiedensten Pflanzenorganen während der Reizkrümmung vorgenommen. Lösungen von Salpeter, von Glycerin, oder Glycerin, Eiweiß und Zucker wurden bei Vorversuchen so verdünnt, daß sie noch keine Plasmolyse hervorriefen. In kleine Mengen dieser Lösungen wurden dann Längsschnitte des gekrümmten Organes (mit unverletzten Zellen) offen auf den Objektträger gebracht und die entgegengesetzten Seiten beständig auf Plasmolyse hin beobachtet, während sich der Plasmolysator allmählich durch Verdunstung konzentrirte. Die Resultate waren dieselben, wie sie Wortmann erhalten hatte; in sehr stark und rasch gekrümmten Organen war sogar in Übereinstimmung mit den von Kraus erhaltenen Ergebnissen die osmotische Kraft der Konvexseite sichtlich schwächer als die der konkaven: die längeren Zellen auf der Konvexseite zeigten sich oft, wenn auch wenig, früher plasmolysirt.

Damit kann die Annahme, die de Vries zur Erklärung des einseitig geförderten Wachsthums gemacht hatte, die Annahme einer Turgorsteigerung auf der Konvexseite, nicht länger mehr in Betracht gezogen werden.

Es tritt damit aber auch die Aufgabe heran, die Folgeerscheinung der Plasmolyse, welche de Vries zu jener Überzeugung geführt hatte, nämlich die stärkere Verkürzung der Konvexseite bei der Turgoraufhebung, in anderer Weise zu erklären; denn die relativ stärkere Verkürzung der Konvexseite gegenüber der konkaven steht als endgiltiges Resultat der Plasmolyse unzweifelhaft fest.

Daß dieses Endresultat mit der Annahme, die uns beim heutigen Stand der Kenntnisse, meiner Ansicht nach, allein für das geförderte Wachsthum übrig bleibt, gut harmonirt, sich sogar als nothwendige Folge auch dieser ergiebt, wird bei der Besprechung der plasmolytischen und mikroskopischen Untersuchungsmethode klar werden.

Meine theoretisch gewonnene Annahme, die nun der exakt experimentellen Prüfung zu unterwerfen ist, aber vor derselben noch einmal kurz präzisirt werden soll, läuft wie erwähnt[1]) darauf hinaus, daß eine Veränderung in der Elastizitätsspannung der Membran zu Gunsten einer erhöhten Dehnbarkeit die Streckung einseitig hervorruft bezw. beschleunigt.

Bestimmung der Dehnbarkeit durch Beugungsversuche.

Wenn an einem radiär gebauten Organ die Zellwände einer Seite dehnbarer werden, wenn ihre elastische Spannung abnimmt, so wird der in dem Organ wirksame Turgordruck eine Beugung desselben hervorrufen müssen. Ist eine veränderte Dehnbarkeit der Membran der wirkliche Grund dieser Krümmungsbewegung, so müssen äußere dehnende Kräfte ebenfalls die

1) Vergl. pag. 502 dieses Aufsatzes.



Länge der antagonistischen Gewebe in verschiedener Weise verändern, indem die leichter dehnbare Seite bei Anwendung einer Zugeinheit länger werden muß als die schwerer dehnbare. Der direkten Messung der Verlängerung isolirter Gewebestreifen stellen sich praktisch jedoch so viele Schwierigkeiten und Fehlerquellen entgegen, daß von derselben Abstand genommen wurde. Ein anderer Weg, der unter den gegebenen Umständen vorgezogen wurde, war der, den relativen Widerstand der Membranen durch Beugungen des lebendigen, intakten Organs festzustellen. Bei der gewaltsamen Beugung eines geraden cylindrischen Organs tritt auf der Konvexseite ein Zug, auf der Konkavseite ein Druck, eine Zusammenpressung der Theile auf.

Wenn nun die beiden entgegengesetzten Seiten des Organes hier durch Zug, dort durch Druck in verschiedener Weise verändert werden, so wird der Ausschlag, den eine bestimmte beugende Kraft hervorruft, verschieden ausfallen, je nachdem die eine oder die andere Seite gedehnt oder gepreßt wird. Wenn sich die Zellwände der einen Seite kräftiger zusammenziehen wollen, die der anderen dagegen nicht in dem Maße, so wird die Beugung des Organes stärker sein, wenn die leichter dehnbaren Zellen auf die gedehnte Seite kommen, als umgekehrt. Denn die leichter dehnbaren Zellen geben einerseits dort dem Zug leichter nach, andererseits addirt sich auf der gegenüberliegenden Konkavseite das größere elastische Kontraktionsstreben zu dem, ebenfalls eine Verkürzung anstrebenden Druck, den die Beugung verursacht. Im umgekehrten Falle wirken die verschiedenen Eigenschaften der gegenüberliegenden Zellenmembranen gleichsinnig auf eine Verminderung der Beugung seitens der Krafteinheit.

Aus einer Verschiedenheit des Ausschlags bei der künstlichen mechanischen Krümmung eines Organs nach verschiedenen Richtungen hin kann also auf die verschiedene elastische Beschaffenheit der Membranen geschlossen werden.

Die Beobachtung des Krümmungsausschlages wurde in folgender Weise vorgenommen.

Das zu untersuchende Organ wurde aufrecht möglichst dicht vor ein Koordinatenpapier gebracht, das, auf Pappe aufgezogen, durch zwei eiserne Gestelle festgehalten wurde.

Die aufrechte Stellung für das Organ wurde der wagerechten vorgezogen, einmal um den dauernden einseitigen Zug der Schwere auszuschließen, das anderemal um die Ausführung der Handgriffe zu erleichtern. Rechts und links von dem Untersuchungsobjekte waren mit ihm in gleicher Höhe leicht bewegliche Rollen angebracht, über die je ein Kokonfaden mit angehängtem gleichen Gewicht (meist je 20 g) lief. An den freien Enden der Fäden, die beide horizontal nach dem Objekt gerichtet wurden, waren kleine Drahthaken befestigt. Waren diese in einander gehängt, so hielten sich die beiderseitigen Gewichte das Gleichgewicht und mußten, wenn die

Vorrichtung fehlerfrei funktionirte, in jeder Stellung bei horizontaler Verschiebung in Ruhe bleiben. Zur Untersuchung wurde jedesmal nur die Zone des maximalen Zuwachses benutzt. Unterhalb derselben wurde das Organ unverrückbar befestigt, oberhalb derselben aber ein Faden mit zwei gegenüberliegenden kleinen Schlingen fest um dasselbe gelegt. In diese Schlingen, die genau in gleicher Höhe vom Organ abstanden, konnten die Drahthäkchen der Kokonfäden eingehängt werden. Die freien Enden dieser Fäden bis zu den Friktionsrollen waren sehr lang und gleich lang bemessen, damit die Richtung der ziehenden Kraft bei der Bewegung des Organes sich nicht zu sehr änderte. An das obere Ende des Organes war noch in manchen Fällen ein leichter steifer Zeiger (trockner Grashalm) befestigt, der als Verlängerung des Hebelarms den Ausschlag vergrößerte. Der Ausschlag selbst wurde mittels eines horizontalen Fernrohres abgelesen, das in 11 Schritt Entfernung von dem Objekte aufgestellt war und dessen Fadenkreuz immer genau auf das Ende des Zeigers eingestellt wurde. Es war so eine Beobachtung in paralleler Richtung ermöglicht, Ablesungsfehler, die durch schiefe Projektion des Zeigers auf dem Koordinatenpapier entstehen können, vermieden. Die Koordinaten des Ruhepunktes des Zeigers wurden auf einem entsprechenden Koordinatenpapier genau markirt.

Die zu den Versuchen besonders sorgfältig kultivirten und vorbereiteten Pflanzen (Keimlinge von Ricinus communis, Helianthus annuus, Sprosse von Hippuris, Blütenschäfte von Funkia ovata und Agapanthus umbellatus, die einen raschen aufrechten Wuchs zeigten) wurden folgendermaßen untersucht.

Nachdem durch vorheriges Auftragen von Tuschemarken die Zone des stärksten Wachsthums an dem Organ ersichtlich geworden war, wurde letzteres unterhalb derselben, vor dem Koordinatenpapier stehend, ohne Quetschung, fest eingeklemmt. Einige Centimeter oberhalb jener Zone wurde genau horizontal der Faden mit den seitlichen Schlingen angelegt und der Ruhepunkt mit dem Fernrohr abgelesen. Dann wurden gleichzeitig die beiden Häkchen in die Schlingen behutsam eingehängt, wobei keine Bewegung auftritt, da der Zug von beiden Seiten der gleiche ist, sich also aufhebt.

Durch langsames Unterstützen und Aufheben erst des einen und dann des anderen Gewichtes wurde nun der Ausschlag des normal gewachsenen Organes nach zwei entgegengesetzten Seiten bestimmt (deren eine zur späteren Erkennung die Tuschmarken behielt) und notirt. Dann wurde das Versuchsobjekt wagerecht gelegt und an seinem Ende sofort durch Korkkeile so unterstützt, daß das Eigengewicht keine Senkung und Beugung hervorrufen konnte.

Wenn eben die geotropische Aufwärtsbewegung beginnt, wird das Objekt, dessen Tuschmarkenseite unten lag, wieder vor das Koordinatenpapier gestellt, die beiden Haken eingehängt und nun durch Aufhebung des Gewichtes auf der rechten Seite in der oben angegebenen Weise der Ausschlag

nach links, dann durch Aufhebung des linken Gewichtes der Ausschlag nach rechts (nach der markirten Konvexseite hin) bestimmt. Da durch die erste Beugung der Zustand der Zellmembranen sich etwas ändert, so wird nach der zweiten Beugung nochmals eine Ablesung in umgekehrter Folge vorgenommen. Sind, wie gewöhnlich, mehrere gleiche Versuchsobjekte zur Verfügung, so läßt man bei dem einen den ersten Ausschlag nach der Konvexseite, bei dem anderen nach der Konkavseite erfolgen und nimmt aus allen die Mittelwerthe. So ist man sicher, daß die Nachwirkung der ersten Biegung nicht das Resultat einseitig beeinflußt.

Wollte man andererseits warten, bis eine sehr merkliche Krümmung eingetreten ist, und dann an dem gekrümmten Organ die Beugungen vergleichen, so wäre die Rechnung wegen der Form desselben sehr komplizirt. Hat man an dem Organ vor der Horizontallegung die Differenz im Ausschlag nach der markirten und der ihr gegenüberliegenden Seite gemessen, eine Differenz, die meist verhältnißmäßig sehr klein, aber meist auch vorhanden ist, da das Organ auf beiden Seiten ursprünglich doch nicht vollkommen gleich ausgebildet war, so zieht man dieselbe von der, welche man nach der Horizontallegung erhält, ab, und bekommt so schließlich den Ausschlags-Unterschied, der auf Kosten der Veränderung der antagonistischen Gewebe zu setzen ist. Der letztere ist nun meist so groß und über jeden Zweifel erhaben vorhanden, daß man ihn zweifellos auch bemerken würde ohne Berücksichtigung aller angewandten Kautelen.

Von den sehr zahlreichen Beobachtungen an oben genannten Pflanzen, die ausnahmslos eine größere Beugung nach der Konkavseite hin ergaben, mögen hier nur einige, die mit jungen Blüthenschäften von Agapanthus umbellatus (kleine panachirte Varietät) angestellt wurden, zu genauerer Mittheilung herausgegriffen werden. Die angewandten Gewichte waren jederseits 20 Gramm. Die spätere Konvexseite ist mit X, die Konkavseite mit V bezeichnet. Die Ausschlagsbogen sind in mm umgerechnet.

Gerade gestrecktes Organ vor der Umlegung
Ausschlag bei Dehnung von X 66 mm
Nach einiger Zeit der Ruhe:
Ausschlag bei Dehnung von V 64 mm
} Länge der vom Zeiger beschriebenen Kurve

Differenz (α) + 2 mm

Derselbe Schaft nach stattgehabter Umlegung
1. Ausschlag bei Dehnung von X 78
Ausschlag bei Dehnung von V 61

Differenz (β) 17

2. Ausschlag bei Dehnung von V 63
Ausschlag bei Dehnung von X 79

Differenz (γ) 16

Mittel der Differenzen β und γ 16,5
Ausschlagsdifferenz α 2

Es bleibt somit eine Differenz von 14,5 mm,

welche durch die verschiedene Reizaffizirung der Zellwände antagonistischer Seiten hervorgerufen ist. Dieselbe zeigt ein Plus des Ausschlags nach der konkaven Seite hin, es sind daher die Membranen der Konvexseite dehnbarer als die der Konkavseite geworden.

Das gleiche Ergebniß ging aus allen Versuchen mit den Schäften von Agapanthus hervor, von denen ein Versuch hier noch mitgetheilt werden soll, bei dem der Ausschlag nach V zuerst gemessen wurde.

Schaft vor der Umlegung
Ausschlag bei Dehnung von V 55
Ausschlag bei Dehnung von X 51

Differenz (α) — 4

Schaft nach stattgehabter Umlegung
1. Ausschlag bei Dehnung von V 51
Ausschlag bei Dehnung von X 58

Differenz (β) 7

2. Ausschlag bei Dehnung von X 62
Ausschlag bei Dehnung von V 53

Differenz (γ) 9

Mittel der Differenzen β und γ 8
Ab Differenz α — 4

Differenz auf Kosten der Membranveränderungen 12 mm.

Wie schon erwähnt, lieferten alle darauf hin untersuchten Pflanzen das nämliche Resultat. Mitunter war die Differenz kleiner, aber niemals erhielt ich einen größeren Ausschlag nach der Konvexseite hin. Bei den Pflanzen, bei denen sich die Krümmung auf eine sehr kurze Strecke beschränkt, erhält man keine so großen Amplituden des Ausschlags bei Anwendung geeigneter Zugkräfte, und es wurde deshalb die Untersuchung bei Grasknoten dahin abgeändert, daß die Beobachtung mittels eines horizontal stehenden Mikroskops vorgenommen wurde, dessen Mikrometerskala das Koordinatensystem vertrat. Durch Stahldrähte, welche beiderseits in dem Halm bis zum Diaphragma am Knoten vorgeschoben wurden, wurden die Hebelarme steif gehalten und wie oben in den Versuchen mittels horizontalen Zuges die Ausschläge nach entgegengesetzten Seiten bestimmt.

Avena sativa lieferte bei 21 Beobachtungen im Mittel als Ausschlag
50 Skalentheile bei der Dehnung von V
58 Skalentheile bei der Dehnung von X,

also eine Differenz von 8 Skalentheilen zu Gunsten der leichteren Dehnbarkeit der Konvexseite.

Triticum vulgare lieferte im Mittel der 18 Beobachtungen
bei Dehnung von *V* 43, bei Dehnung von *X* 50 Skalentheile.

Unter den Grasknoten kamen einige vor, die nach beiden Seiten gleich ausschlugen, einmal war die Differenz zu Ungunsten der Konvexseite drei Skalentheile.

Das aus der Mehrzahl der Versuche hervorgehende, sehr deutlich zum Ausdruck gelangte Resultat der Beugungsmethode ist also die erhöhte Dehnbarkeit der Gewebe auf der Konvexseite.

Das Gleiche geht aus den folgenden Versuchen hervor:

II. Plasmolytische Versuche.

Das Wesen der Plasmolyse beruht bekanntlich auf der Aufhebung des Turgors lebender Zellen. Dieses Ziel wird erreicht durch Wasserentziehung auf osmotischem Wege. Da in turgescenten Geweben die Zellmembranen durch den hohen Saftdruck elastisch gespannt und theilweise sehr stark elastisch gedehnt sind, so tritt mit der Aufhebung des Turgors eine Kontraktion ein; die Zellen und somit die Gewebe werden kürzer und dünner. Die Größe der Zelle in turgescentem Zustand beruht daher auf dem Gleichgewichtszustand zwischen der elastischen Wirkung der Membran und dem hydrostatischen Druck. Soll die Zelle in turgescentem Zustand eine weitere Streckung erfahren, dann muß entweder der Turgor gesteigert oder aber die elastische Gegenwirkung der Membran vermindert werden. Da nun der Turgor auf der sich streckenden Konvexseite cellulärer Pflanzen thatsächlich keine relative Steigerung erfährt, und in einzelligen Schläuchen überhaupt nicht erfahren kann, so muß also eine Herabsetzung der elastischen Gegenwirkung der Membran die Streckung ermöglichen.

Wenn wir diesem Vorgang einen kurzen Ausdruck geben, mit dem sich nachher leicht weiter operiren läßt, so kann man sagen, die »Kontraktionskraft« der Membran wird vermindert. In einer sich streckenden Zelle wird daher der Gleichgewichtszustand beständig gestört, indem die Kontraktionskraft der Membran stetig vermindert wird.

Tritt die Verminderung der Kontraktionskraft lokal auf, so muß eine lokale Streckung die Folge davon sein.

Die Reizkrümmung einzelliger oder nicht cellulärer Schläuche kann also auch auf einer solchen lokalen Elastizitätsänderung beruhen. Durch mechanische Beugungsversuche läßt dieselbe sich nun wegen der Empfindlichkeit dieser Objekte und der dadurch bedingten technischen Schwierigkeiten nicht experimentell nachweisen. Wohl vermögen das aber plasmolytische Versuche, wie folgende Überlegung zeigt.

Denken wir uns in Fig. 2, unter den mit *VvXx*, *1*, bezeichneten Konturen, zunächst einmal einen solchen nicht cellulären Schlauch, der gerade in lebhafter Krümmungsbewegung begriffen ist. Bei einem solchen bewirkt der

allgemeine Turgor nach unserer Annahme nur deshalb eine immer zunehmende Streckung der Membran auf der Seite *X*, weil dort die elastische Gegenwirkung, die Kontraktionskraft der Membran, beständig im Abnehmen begriffen ist. Um auch hier wieder mit konkreten Zahlen zu rechnen, wodurch sich der Vorgang leichter vorstellen läßt, nehmen wir einmal ganz willkürlich an, die elastische Kontraktionskraft betrage auf der Konkavseite 20 Einheiten, auf der Konvexseite werde sie auf 19 Einheiten herabgesetzt. Die Konvexseite würde unserer vorläufigen Annahme nach durch den Turgor deshalb weiter ausgedehnt und dadurch die beobachtete Krümmung verursacht.

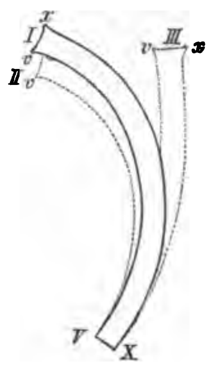


Fig. 2.
(Erklärung im Text.)

Was muß unter diesen Verhältnissen geschehen, wenn der Turgor aufgehoben wird? Dann muß diejenige Membranhälfte, welcher eine stärkere Kontraktionskraft innewohnt, sich bei langsam sinkendem Saftdruck früher und zunächst mehr verkürzen, als die, deren Elastizität und Verkürzungsstreben geringer ist. Dadurch, daß bei der Verminderung des Saftdruckes beide Seiten kürzer werden, diejenige, welche mit 20 Krafteinheiten sich zu verkürzen strebt, den noch bleibenden Turgor aber rascher überwindet, als die mit 19 Krafteinheiten sich kontrahirende, muß einmal das ganze Organ kürzer werden und zweitens die Krümmung sich dabei verstärken (Fig. 2, Umriß *II*). Das ist eine theoretische Forderung, die mit der hier gemachten Annahme nothwendig verknüpft ist. Diese Forderung und dieselbe Überlegung trifft nun aber auch für vielzellige Organe zu mit der Abänderung, daß statt der konvexen Membranhälfte im ersten Falle die sämmtlichen Membranen der konvexwerdenden Gewebe, statt der konkaven Hälfte die Zellwände der konkaven Gewebe in Betracht kommen.

Die Ergebnisse der Plasmolyse, die man bisher erhalten hat, scheinen dieser Forderung aber geradeswegs zu widersprechen. Man fand nämlich, daß die Aufhebung des Turgors die Krümmung schwächer, nicht stärker werden läßt (Fig. 2, Umriß *III*). Bei der Beurtheilung dieses jederzeit leicht zu gewinnenden Resultates darf jedoch nicht vergessen werden, daß man dabei das Ergebniß nach langer Zeit der Einwirkung oder in ganz rohen Zügen vor sich hat. De Vries konstatirte die Aufrollung der Krümmung erst nach Stunden und betrachtet als das Ergebniß lediglich den Zustand wie er sich so etwa nach 20 Stunden zeigte[1]).

Bei so feinen Unterschieden in der Membranbeschaffenheit kommt es aber darauf an, daß das Verhalten des der Plasmolyse zu unterwerfenden Organs von Anbeginn derselben auf das Genaueste mikroskopisch verfolgt

1) Vergl. Untersuch. über d. Lagerung des Getreides l. c.

wird. Achtet man auf diesen Punkt, so findet man, daß die bei unserer Annahme theoretisch geforderte erste Verstärkung der Krümmung in der That mit großer Präzision und oft ziemlich weiter Amplitude eintritt. Dann macht diese Verstärkung halt (während sich das ganze Organ immer noch verkürzt), um schließlich in die entgegengesetzte Bewegung, die Verflachung der Krümmung umzuschlagen.

Diese letzte partielle Aufhebung der Krümmung, die de Vries, nur das Schlußresultat ins Auge fassend, auf die Zerstörung eines erhöhten Turgors der Konvexseite zurückführte, verlangt nun, da wir wissen, daß diese Voraussetzung falsch ist, eine andere Erklärung. Sie verlangt dies schon deshalb, weil einzellige oder nicht celluläre Schläuche sich bei der Plasmolyse genau so verhalten wie vielzellige Organe: wird ein geotropisch gekrümmtes Nitella-Internodium oder ein Vaucherienschlauch plasmolysirt, so ist das Endergebniß ebenso eine Verflachung der Krümmung, wie bei Stengeln von Phanerorgamen.

Bei den einzelligen Organen muß nun diese Erscheinung unzweifelhaft in den Spannungs- und Dehnungsverhältnissen der Membran begründet sein und das Gleiche wird für die vielzelligen zutreffen.

Verfolgt man den Vorgang der Reizkrümmung, wie er hier auf Grund des Appositionswachsthums gedacht ist, von dem Moment, wo die Membran (oder die Membranen) der Konvexseite leichter dehnbar geworden ist, weiter, so kommt man nämlich zu folgender Sachlage: Die leichter dehnbare und deshalb weiter ausgedehnte Wand wird dünner, denn sie wird so weit gedehnt, bis ihre Elastizität wieder dem Turgor das Gleichgewicht hält. Dann wird, um die fernere Streckung zu ermöglichen, die Elastizität dieser dünneren Wand abermals herabgesetzt, sie wird noch dünner gedehnt, und so fort. Eine dünnere Wand dehnt sich aber nach den Gesetzen der Elastizität bei Einwirkung einer bestimmten dehnenden Kraft viel weiter aus, als eine gleich beschaffene dickere Wand. Die konvexe Wand wird also im Laufe der Krümmung zur dünneren[1]), sie wird dadurch aber auch weiter ausgedehnt vom Turgor und verkürzt sich dann bei der Aufhebung des Turgors mehr, als die konkave, dickere. (Ein dickes Gummiband und ein dünnes dehnen sich bei gleichem angehängtem Gewicht verschieden lang aus. Wenn auch die Kraft, mit der sie sich bei der Wegnahme des Gewichtes zusammenziehen, die gleiche ist, so ist doch die Verkürzung bei dem dünneren Band viel bedeutender.) Nur die Längenunterschiede bedingen den Grad der Krümmung, folglich muß diese flacher werden, wenn einerseits dünnere Membranen elastisch gedehnt worden waren. Die mikroskopische Untersuchung und Messung hat bestimmt ergeben, daß die Konvexmembranen bei der Krümmung in der That dünner werden, und ich stehe

1) Vergl. die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung.

deshalb nicht an, die hier gegebene Erklärung der plasmolytischen Folgeerscheinungen als die zutreffende vorläufig beizubehalten.

Die Reizkrümmung profitirt in ihrer Amplitude natürlich von diesem Sachverhalt und geht darum, wenn sie einmal angefangen hat, wohl auch so schnell weiter, weil sie von diesem rein mechanischen Moment, zu dem die Reizbarkeit direkt nichts beiträgt, sehr gefördert wird.

Die Krümmungsbewegung setzt sich, wie wir nun also wissen, so zusammen, daß der Reiz irgendwie auf das Protoplasma wirkt, dieses setzt die Elastizität der Membranen einseitig herab, indem es deren Dehnbarkeit (als physikalische Eigenschaft der Substanz) erhöht. Als drittes Moment kommt dann das hinzu, daß die gedehnte Membran dünner, und als dünnere nun an sich wieder weiter ausgedehnt wird (sozusagen als mechanische Eigenschaft der Substanz).

Nachdem so in Kurzem die wichtigsten einschlägigen Verhältnisse theoretisch erörtert sind, mögen die Resultate der Experimentaluntersuchung genauer folgen.

Die Versuche gelingen vollständig nur bei Anwendung großer Sorgfalt. Besonders die Versuchsobjekte müssen in bestem Wachsthum und gesund sein; auch müssen dieselben durchaus einige Tage lang ungestört an demselben Ort gestanden haben.

Jede Erschütterung, jede Umstellung, überhaupt jede gröbere Veränderung in der Umgebung kann störende Reizerscheinungen oder Abstumpfungen gegen folgende Reize bewirken. Der Umstand, daß bei der Plasmolyse, wie wir gesehen haben, zwei Momente in Betracht kommen, eines, welches die Krümmung zu verstärken sucht, und ein anderes gröberes, welches dieselbe verflacht, verlangt das beste Untersuchungsmaterial, andernfalls kommt das erste Moment nur unvollständig oder gar nicht zum Ausdruck. Es ist ja auch klar, daß, wenn eine beträchtliche Einwirkung auf die Dehnbarkeit der Konvexseite nicht bis in die Beobachtungszeit ungestört weiter geht, die Verflachung, die auf rein mechanischen Verhältnissen beruht, die erste Verstärkung der Krümmung, die sich auf ein physiologisches Moment zurückführt, verdecken muß.

Arbeitet man aber in der exaktesten Weise nur mit dem besten und einwurfsfreiesten Material, dann bleibt der positive Erfolg auch fast niemals aus.

Die Beobachtungen wurden vorgenommen mittels eines Mikroskopes, das bei sehr weitem Fokalabstand doch eine beträchtliche Vergrößerung lieferte. Das Okular enthielt entweder eine einfache Mikrometerskala oder eine solche in Gestalt rechtwinkliger Koordinaten, so daß jede Bewegung immer genau analysirt werden konnte.

Die Größe jeder Bewegung des scharf eingestellten Objektes konnte so durch Skalentheile gemessen werden. Das Versuchsobjekt wurde in lauem Wasser oder in feuchter warmer Luft in eine abnorme Lage gebracht und

während der halben Krümmung oder zu Beginn derselben in eine Porzellanschale mit lauem Regenwasser gebracht[1]), an dem einen Ende festgeklemmt und das freie Ende unter dem Mikroskop eingestellt. Das Objekt war ganz in Wasser, nur die Einklemmungsstelle meist darüber, um keine Bewegung zu erhalten, wenn die Einklemmungsstelle durch Plasmolyse schlaff würde. Die Einklemmung geschah meist auf eine weite Strecke in einem engen Glasrohr oder mittels Korkklemme, bei einzelligen Objekten zwischen zwei Glasplättchen. Ist das freie Ende des Untersuchungsobjektes zur Ruhe gekommen, so läßt man an dem Rand der Schale durch eine Pipette Salpeterlösung zutreten, wobei man aber fortwährend das Objekt im Auge behält. Sobald der Salpetergehalt des Wassers steigt, beginnt die Verkürzung und gleich darauf bewegt sich das freie Ende von der Konvexseite fort: die Krümmung verstärkt sich. Bald steht jedoch bei steter Verkürzung des ganzen Organes diese Bewegung still, die Verkürzung geht aber weiter und dann erst beginnt, wieder unter steter Verkürzung, sehr energisch die Rückwärtsbewegung, die Verflachung der Krümmung.

Als Beobachtungsobjekte dienten Nitellen, Phycomyces, Keimstengel von Helianthus, Ricinus, Sinapis, Grashalme, Tradescantia, Ranken von Cucurbita, Lagenaria, Bryonia, Sycios und Passiflora, und Wurzeln von Phaseolus, Vicia, Zea.

Die Nitellen waren einzeln in größeren Gefäßen kultivirt, wuchsen bei hoher Wassertemperatur außerordentlich rasch und wurden vor dem Versuch mit Haken von versilbertem Kupferdraht wagerecht und vom Licht ab gebogen.

Die geotropische und heliotropische Krümmung der halbwüchsigen Internodien tritt sehr rasch ein.

Das Auftreten der Krümmung ist dabei insofern von besonderem Interesse, als bei rasch wachsenden Nitellen das ganze Körnerplasma in einer mehrfach gewundenen geschlossenen Spirale die Zelle durcheilt. Von einer einseitigen Plasmaansammlung, wie sie Wortmann für so wesentlich hält, ist hier keine Rede, auch ist bei der relativ schnellen Rotation des Wanderplasmas gar keine Möglichkeit vorhanden, daß dasselbe auf einen einseitigen Reiz reagirt. Denn der Reiz ist für dieses rotirende Plasma ebenso allseitig, wie für eine am Klinostat rotirende Pflanze. Trotz der raschen Rotation geht aber die Orientirung des Internodiums gegen die Gravitation in der sichersten und präzisesten Weise vor sich.

Bei der Plasmolyse solcher in lebhafter Krümmung begriffenen Nitellen zeigte sich die anfängliche Zunahme der Krümmung und spätere Abnahme meist sehr schön. Zwei Beispiele mögen hier mitgetheilt werden[2]).

1) Während der kalten Zeit dieses Sommers mußte das Laboratorium geheizt werden. Die Untersuchungen wurden meist bei einer Temperatur von 20—26° C. vorgenommen.

2) Ich unterlasse es auch hier alle die zahlreichen Beobachtungen, die von mir

1. Drittjüngstes der sichtbaren Internodien scharf gekrümmt um 60°.
   Eingestellter Anfangspunkt auf Skalentheil 25.
   Bei Salpeterzufluß Verkürzung und Verstärkung der Krümmung bis Skalentheil 37. Dann Stillstand bei Verkürzung.
   Bei weiterer Verkürzung Abnahme der Krümmung von 37 zurück weit über 0 hinaus.

Die Zunahme der Krümmung, die wir an den Skalentheilen ablesen, mag der Kürze wegen als die Plusbewegung, die Abnahme als die Minusbewegung bezeichnet werden, um die Resultate übersichtlicher mittheilen zu können.

2. Stärkste Krümmung ebenfalls im drittjüngsten der sichtbaren Internodien.
   Plusbewegung von 25 auf 46 = 21 Skalentheile.
   Minusbewegung von 46 auf — 30 = 76 Skalentheile.

Es muß hier erwähnt werden, daß bei Nitellen ganz außerordentlich viel darauf ankommt, nur das beste Material zu verwenden. Nur dann sind die klaren Resultate zu erwarten. Pflänzchen, die nicht zu rasch aber stetig sich verlängern (was man mit dem horizontalen Mikroskop vorher kontrolliren muß), sind die besten; andere geben oft ganz abweichende Resultate. Ein Theil der letzteren zeigt nur die Plusbewegung, ein anderer Theil nur die Minusbewegung, wieder andere zeigen letztere zuerst, erstere dann etwas später.

Bei der großen Empfindlichkeit des Ausschlags gegen kleine Membranveränderungen, wie er bei so dünnen Organen nothwendig besteht, gelangen natürlich alle Abnormitäten und Störungen sofort zum Ausdruck.

Zu den Beobachtungen an Phycomyces wurde dieser Pilz auf kleinen Brodwürfelchen gezogen. Er bleibt auf diesen kleiner, als auf größeren Stücken, wächst aber gut und ist handlicher zu den Versuchsoperationen.

Da sich die glänzend schwarzen älteren Fruchtträger schwer benetzen und sehr schwank sind, so wurde der Pilz jung verwandt (1—1 ½ cm hoch). Die Membran ist dann noch fast farblos und leichter benetzbar.

Bei der Plamolyse zeigten die Phycomycesköpfchen sehr deutlich sowohl erst die Plus- wie dann die Minusbewegung, manche auch nur die erste Verstärkung der Krümmung, was darauf schließen läßt, daß bei letzteren die normale Dicke der Membran auf der Konvexseite bald wieder durch Apposition neuer Schichten daselbst hergestellt wurde. Dies geschieht nämlich bei jeder Reizkrümmung, aber meist erst gegen den Schluß der Reizbewegung hin. Dann fällt natürlich die Ursache zur Abnahme der Krümmung bei der Plasmolyse fort. De Vries, welchem Autor diese Erscheinung bei seinen Untersuchungen immer gegen das Ende hin begegnete,

---

angestellt sind, hier in Tabellenform vorzuführen, da sie alle im selben Ergebniß gipfeln und ein oder zwei Beispiele für die Beurtheilung genügen.



nannte dann die Krümmung »durch Wachsthum fixirt«. Wie sich durch feine mikroskopische Messung erkennen läßt, beruht diese Fixirung darauf, daß die durch die Streckung verdünnten Membranen durch Apposition auf die normale Dicke gebracht werden. (Vergl. weiter unten.)

In der plasmolytischen Untersuchungsmethode haben wir nun aber auch ein Mittel, welches uns direkt darüber Auskunft geben kann, ob eine bloße einseitige Verdickung der Membran die Krümmung veranlaßt. Die Plasmolyse gestattet, wie wir sehen werden, eine ganz präzise Entscheidung dieser Frage.

Käme die Krümmung nämlich dadurch zustande, daß einseitig nur mehr Membran aufgelagert wird, so würde sie deshalb eintreten, weil eine dickere Membran elastisch weniger weit ausgedehnt wird, als eine dünnere von den gleichen elastischen Eigenschaften. Beide ziehen sich bei Aufhebung des gleichen dehnenden Zuges mit gleicher Kraft zusammen, die dünnere Seite nur mehr, als die dicke. Mithin fiele hier die Veranlassung zu einer Verstärkung der Krümmung ganz und gar weg; es müßte sogleich eine energische Abnahme, und zwar sofort bei beginnender Plasmolyse sich geltend machen.

Daß zu Beginn der Plasmolyse aber eine Zunahme der Krümmung so entschieden auftritt, das erachte ich sowohl als einen direkten Beweis gegen die Annahme einer rein mechanischen Verdickung als primäres mechanisches Moment, wie als Beweis für die primäre Veränderung in der elastischen Spannung.

Bevor die Versuchsresultate mit vielzelligen Organen mitgetheilt werden, möchte ich noch einmal kurz an die schon erwähnte paradoxe Erscheinung erinnern, die mir früher bei Versuchen mit nicht cellulären Meeresalgen aufgefallen war.

Die Meeressiphoneen bieten zu Turgorversuchen ganz vorzüglich geeignete Objekte dar, weil man es in der Hand hat, bei ihnen den Turgor künstlich nicht nur herabzusetzen, sondern auch bedeutend zu steigern. Durch Zufügen von Seesalz oder konzentrirtem Seewasser läßt sich der Saftdruck leicht vermindern, andererseits läßt er sich durch Zusatz von süßem Wasser oft in so erheblichem Grade steigern, daß der Membranschlauch gesprengt wird. Derbesien und Bryopsis platzen dabei sehr leicht und zwar immer oben an der Spitze. Ein momentanes Zurückschnurren und Ausspritzen von Zellinhalt folgt dem Zerplatzen.

Verdünnt man nun Seewasser, in dem sich Derbesien und Bryopsis zur Beobachtung befinden, die gerade in heliotropischer Krümmung begriffen sind, mit etwas Regenwasser, so sieht man die Krümmung, bei Verlängerung des Schlauches, zunehmen. Diese Zunahme erklärt sich leicht dadurch, daß die dehnbarere konvexe Wand durch den erhöhten Saftdruck relativ noch mehr gedehnt wird, als die konkave.

Giebt man aber dem umgebenden Seewasser ein höheres spezifisches

Gewicht und setzt so den Turgor herab, so verkürzt sich der Schlauch und die Krümmung verstärkt sich ebenfalls, aber nun aus dem Grunde, weil sich die konkave Wand mit größerer Kraft elastisch zusammenzieht als die konvexe. Nur so kann die scheinbar paradoxe Erscheinung, daß sowohl Herabsetzung wie Erhöhung des Turgors die Krümmung verstärkt, erklärt werden.

Hört die physiologische Krümmungsbewegung auf, so tritt auch die Erscheinung der Plusbewegung nicht mehr ein, wohl aber ist noch eine Zeitlang darauf die Minusbewegung beim Plasmolysiren zu bemerken.

Bei den untersuchten vielzelligen Organen, besonders aber bei den auf Längenunterschiede so stark reagirenden dünnen Ranken traten dieselben Erscheinungen auf, wie bei den erwähnten einfachen Schläuchen. Besonders schöne Ausschläge lieferte auch die Plusbewegung bei den hypokotylen Gliedern von Helianthus annuus und den Ranken, bei Gras- und Tradescantia-Knoten. Wegen der Unbenetzbarkeit der Cuticula thut man gut, wenn möglich die Epidermis kurz vor der Plasmolyse abzuziehen, was bei den Sonnenblumenkeimpflänzchen mit rother Epidermis besonders leicht gelingt. Bei Wurzeln, die ein ganz vorzügliches Beobachtungsmaterial abgeben, ist das natürlich nicht nöthig.

Helianthuspflänzchen ergaben im Mittel
Plusbewegung 12 Skalentheile
Minusbewegung 60 Skalentheile.

Bei manchen derselben, auch bei gereizten Ranken ist die Plusbewegung so stark, daß sie mit bloßem Auge wahrnehmbar ist. Auch bei anderen Objekten findet man schon mit unbewaffnetem Auge auffallende Krümmungszunahmen. In der Literatur, welche plasmolytische Untersuchungen behandelt, finden sich derartige Fälle auch mehrfach aufgezeichnet; die allgemeine theoretische Verwerthung unterblieb jedoch, weil man die große Verbreitung dieser Thatsache übersah, die hier aus theoretischen Überlegungen erschlossen und dann erst allgemein aufgefunden wurde.

Unter den cellulären Objekten, welche der Plasmolyse unterworfen wurden, fanden sich, wie erwähnt werden muß, auch solche, die ähnliche Unregelmäßigkeiten in der Bewegung, auch das völlige Ausbleiben der einen oder der anderen aufwiesen, wie bei den einzelligen Schläuchen. Diese negativen Resultate, die sich öfters auf störende Einflüsse zurückführen lassen und um so seltener auftreten, je besser das Untersuchungsmaterial behandelt worden ist, vermögen meines Dafürhaltens die Resultate nicht umzustoßen, welche in Übereinstimmung mit theoretischen Erwägungen in Hunderten von beobachteten Fällen eintraten. Doch müssen dieselben immerhin zur genaueren Kenntniß der Erscheinung erwähnt werden. Da in den abweichenden Resultaten sich weiter gar keine bestimmte Regel erkennen ließ, so verzichtete ich darauf, die etwaigen störenden Einflüsse, die demnach ziemlich mannigfaltig auftreten, ausfindig zu machen.

Unterwirft man Ranken, die auf einen Berührungsreiz hin ihre Krüm-

mung begonnen haben, der Plasmolyse, so verstärken sie ihre Krümmung zusehends (besonders auch die dicken Ranken von Vitis), bleiben dann still stehen und rollen sich dann mehr oder weniger zurück. Dabei scheint es, als verlängere sich die Ranke bei der Zunahme der Krümmung, indem die Spitze unter dem Mikroskop vorwärts schreitet. Läge eine wirkliche Verlängerung vor, so würde diese Zunahme der Krümmung nichts für den vorausgesetzten Elastizitätsunterschied der antagonistischen Wände beweisen. Die Verlängerung ist aber nur eine scheinbare, durch Zunahme der Krümmung vorgespiegelte, da die Bogenbewegung der Spitze größer ist, als das Zurückgehen derselben durch Verkürzung. Daß aber bei den Ranken vom ersten Moment ab bei der Plasmolyse auch Verkürzung eintritt, das erfährt man leicht, wenn man gerade gestreckte Ranken in Glasröhrchen eingeschlossen plasmolysirt. Es beginnt dann sofort die Verkürzung.

Bei Ranken wurde entweder die Spitze befestigt, die gestreckte Basis als beweglicher Zeiger benutzt oder umgekehrt.

Auch bei den Ranken traten zuweilen andere als die erwarteten Bewegungen auf. Gerade ausgestreckte Ranken, die ungestört sich kräftig entwickelt hatten und sehr reizbar waren, zeigten jedoch bei erfolgender Reizkrümmung die beiden entgegengesetzten Bewegungen in klarer Folge.

In der anfänglichen Zunahme der Krümmung bei der Plasmolyse tritt demnach sehr allgemein ein Moment auf, das nicht wohl anders als durch veränderte Elastizitätsspannungen in der Membran erklärt werden kann, und im Hinblick auf die übereinstimmenden Resultate der früheren Untersuchungsmethode so erklärt werden muß.

Es wurde auch bei dieser Untersuchungsmethode wieder streng darauf gesehen, daß nur Pflanzentheile zur Untersuchung gelangten, die eben ihre Krümmung begonnen hatten oder auf dem Höhepunkt ihrer Ausführung standen. Nur so läßt sich die wahre mechanische Ursache derselben experimentell ausfindig machen. Der Umstand, daß nach vollendeter Krümmung sich gerade die während derselben beobachteten Spannungsverhältnisse ändern, macht es um so wahrscheinlicher, daß in diesen die wesentlichen Momente für die Krümmungsbewegung liegen.

Mikroskopische Untersuchung.

Wie bereits auseinandergesetzt, wurde die mikroskopische Untersuchung und Messung herangezogen, einerseits um die allgemeine Grundlage der hier angenommenen Streckungsmechanik überhaupt, andererseits um die daraus folgenden Veränderungen in der Membrandicke, der Zellenlänge u. s. w., in ihrer thatsächlichen Erscheinung festzustellen.

Längst bekannt ist es durch Sachs, daß das beförderte Wachsthum auf der Konvexseite vielzelliger Organe auf einer bloßen Streckung der Zellen, nicht auf Zelltheilungen beruht. Die Streckung der Zellen ist daher

proportional der Streckung der Konvexseite. Von der in besonders prägnanten Fällen passiven Zusammenpressung der Konkavseite abgesehen, verhalten sich die mittleren Längen der Zellen von Konkav- und Konvexseite also wie diese selbst. Messungen, welche diesen Punkt bestätigen, sind jederzeit leicht auszuführen.

Durch Sachs und später auch durch Ciesielski wurde darauf hingewiesen, daß in geotropisch scharf gekrümmten Organen der Protoplasmagehalt der antagonistischen Zellen ein relativ verschiedener sei. An Grasknoten (Sachs) und an Wurzeln (Ciesielski) ist das leicht zu sehen. Man könnte nun zunächst daran denken, daß dieser Plasmagehalt nur ein relativ oder scheinbar verschiedener sei, denn auf einen kleinen Raum zusammengeballt sieht eine bestimmte Plasmamenge dichter aus, als in einer größeren Zelle vertheilt; die kleine Zelle scheint bei demselben Gehalt doch plasmareicher zu sein. Der absolute Gehalt an Protoplasma ist schwer zu bestimmen und es begegnet großen Schwierigkeiten, sich darüber exakte Zahlenwerthe zu verschaffen, die denn auch noch nicht vorliegen. Theoretisch muß man sich aber sagen, daß der Plasmagehalt auf der konvexen Seite wohl auch absolut genommen abnehmen muß, da Plasmabestandtheile wohl zum Theil bei der Streckung verbraucht werden. Nimmt man nämlich an, daß eine Zelle der Konvexseite sich auf das Doppelte der Länge einer Zelle der Konkavseite streckt, so wird der Zellsaft erheblich mit Wasser verdünnt. Der Turgor derselben müßte damit rasch sinken. Daß dies in der That nicht geschieht, daß der Turgor auf Konkav- wie auf Konvexseite gleich bleibt[1]), beweist, daß in der Vakuole ständig neue feste Bestandtheile zur Auflösung gelangen, Bestandtheile, die vorher unzweifelhaft im Plasma enthalten waren. Bedenkt man, daß z. B. bei Grasknoten sich die Vakuole auf der Konvexseite an Volum vervierfachen oder versechsfachen kann, so begreift man die relativ erhebliche Menge, welche dem Zellsaft an festen Substanzen aus dem Plasma zugeführt werden muß, um den Turgor auf normaler Höhe zu erhalten.

Eine weitere Verbrauchsquelle für Plasmabestandtheile ist durch die Bildung neuer Membranschichten gegeben. Durch die Streckung der Membran wird dieselbe naturgemäß dünner, und wenn sie nach vollendeter Krümmung wieder annähernd auf die normale Dicke gebracht werden soll (was thatsächlich der Fall ist), so müssen auf der relativ großen Fläche neue Celluloseschichten aufgelagert werden.

Gegen diesen starken Substanzverbrauch ist derjenige jedenfalls verschwindend klein, welcher die erhöhte Thätigkeit der Zelle begleitet. Wie jede physiologische Thätigkeit und Arbeitsleistung mit dem Zerfall organischer Substanz verknüpft ist, so muß auch in diesem Falle der Stoffverbrauch in der konvexen Zelle ein höherer sein, als in der ruhenden der

1) Nur bei sehr raschen und kurzen Krümmungen ist, wie oben bemerkt, ein kleiner Ausfall in der Turgorspannung der Konvexseite manchmal bemerkbar.



Konkavseite. Bei der geradezu räthselhaften Ökonomie der Organismen in dieser Beziehung wird dieser letztgenannte Substanzverlust freilich schwerlich in den Bereich unserer direkten Wahrnehmung gelangen.

Wie eine genauere mikroskopische Untersuchung, oft aber auch schon der erste flüchtige Anblick lehrt, werden die Zellen der Konvexseite bei der Krümmung nicht nur länger, sondern auch breiter und höher. Wenn auch die Zunahme in der einen Dimension bedeutend überwiegt, so kann diejenige in den beiden anderen Dimensionen doch zuweilen das Doppelte erreichen und übertreffen, wie es besonders bei Grasknoten oft wahrzunehmen ist. Der Stoffverbrauch für den Turgor und für neue Membranschichten steigert sich dadurch noch mehr. Eine absolute Abnahme der unter den jetzigen Sammelbegriff »Plasma« fallenden Stoffe ist also bei der raschen Streckung wohl unvermeidlich.

Was die schon erwähnte Verdünnung der Membranen auf der Konvexseite betrifft, so ergiebt sich dieselbe aus rein physikalischen Gründen bei der Dehnung eines jeden Körpers. Sie war also auch bei den Membranen vorauszusetzen und, wie wir gesehen haben, eine nothwendige Voraussetzung zur Erklärung der rückgängigen Krümmung bei der Plasmolyse (vergleiche Seite 518). Um dieselbe mikroskopisch zu sehen, muß auch hier wieder das Organ während der Krümmung, am besten auf der letzten Hälfte des Weges untersucht werden. Bei der Feinheit der Wände überhaupt sind die Unterschiede nun nicht gerade in die Augen fallend, sie sind aber da, wie man sofort bei exakten Messungen findet. Mißt man die Dicke der gegenüberliegenden Zellwände bei starker Vergrößerung mittels des Okularmikrometers oder noch besser mittels des Zeichenapparates, wobei man das Mittel aus den Messungen mehrerer Zellen zu berücksichtigen hat, so findet sich immer ein merklicher relativer Dickenunterschied der Membranen vor. Figur 4, die genau mit dem Zeichenprisma aufgenommen ist, zeigt derartige Unterschiede zwischen der Dicke der Zellmembranen auf der Konkav- und Konvexseite. Das den Zeichnungen zu Grunde liegende Präparat ist ein Querschnitt aus dem ersten Internodium einer Vicia Faba, das sich so stark geotropisch gekrümmt hatte, daß die Konvexseite die doppelte Länge der Konkavseite erreicht hatte.

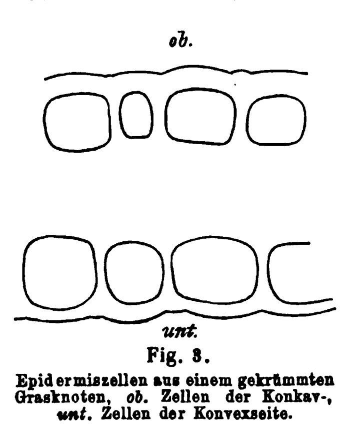


Fig. 3.
Epidermiszellen aus einem gekrümmten Grasknoten, *ob.* Zellen der Konkav-, *unt.* Zellen der Konvexseite.

In Figur 3 sind Epidermiszellen eines geotropisch gekrümmten Grasknotens genau wiedergegeben, an denen der Dickenunterschied zwischen Konkav- und Konvexseite auch deutlich hervortritt. Die Konvexseite dieses Knotens war $3^1/_2$ mal so lang geworden als die Konkavseite.

Es ist natürlich nicht nothwendig, daß die Verdünnung der Membran mit der Größenzunahme der Zelle proportional ist, denn erstens ist das Verhältniß der Längendilatation zur Querkontraktion fester Körper kleiner als $^1/_2$, und zweitens sind geringe Membranverdickungen schon während der Krümmung nicht ausgeschlossen.

Nach der Krümmung finden dieselben nachweislich meistens statt, so daß man bei gekrümmten jungen Organen späterhin keine wesentliche Differenz in der Membrandicke vorfindet.

Die hier geschilderten Dickenunterschiede der Membranen haben natürlich mit den groben kollenchymatischen Verdickungen nichts gemein, die Wortmann unter abnorm gestalteten Verhältnissen erzielte. Der hier hervorgehobene Unterschied kommt ja gerade umgekehrt durch Verdünnung der Konvexseite, nicht aber durch absolute Verdickung der Konkavseite zu stande.

Vergleichende Messungen, zumal solche an Grasknoten lehren nämlich, daß die Membrandicke auf der Konkavseite während der Krümmung annähernd so bleibt, wie sie bei normaler Stellung des Organes war, daß dagegen die der Konvexseite, absolut genommen, abnimmt.

Fig. 4.
Epidermiszellen von Vicia faba. *ob.* die der Konkavseite, im Holzschnitt ein wenig zu dick ausgefallen, *unt.* die der Konvexseite.

Die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung stehen also in vollem Einklang mit denen der anderen Untersuchungen und den theoretischen Folgerungen aus denselben.

Eine Erscheinung, die vorläufig mehr nebensächlich erwähnt wurde, ist die Verlangsamung des Wachsthums auf der konkaven Seite. Dieselbe tritt aber nicht so sehr in den Vordergrund der Krümmungserscheinung als die Förderung der Streckung auf der konvexen. Sie wird aber in manchen Fällen dadurch besonders auffällig, daß sie geradezu in eine Verkürzung der Konkavseite umschlägt.

Ist die Förderung der Streckung eine Folge der Erhöhung der Dehnungsfähigkeit der Membranen, so ist die Retardation wohl die Folge einer relativen Verminderung oder eines Stehenbleibens derselben, da sie sich ja, wie gezeigt wurde, nicht auf eine aktive Verdickung zurückführen läßt.

Bezüglich der Verkürzungen hat Sachs schon genaue Zahlenangaben gemacht. Besonders scharf sind dieselben bei Grasknoten und bei Wurzeln, also bei Organen ausgesprochen, welche kurze starke Krümmungen aus-

führen. Einige der von Sachs bei Maisknoten gefundenen Zahlen[1]) mögen die erheblichen Größen, um welche Verkürzungen eintreten, näher illustriren.

Die Zahlen geben die Länge der Oberseite in mm an; die erste vor der Krümmung, die zweite nach derselben, die dritte hier zugefügte, die Prozente der Verkürzung.

	vor	nach	%
Cinquantino-Mais	4,0 mm	3,0 mm	25 %
	5,0 mm	4,5 mm	10 %
Pferdezahn-Mais	3,6 mm	3,0 mm	16,6 %
	4,0 mm	3,5 mm	12,5 %

Ähnliche Verkürzungen, nur nicht in dieser hohen Prozentzahl, erhielt ich, als 6—8 cm lange Gipfeltheile von Hippuris wagerecht in eine trockene Porzellanschale gelegt wurden, deren Öffnung mit einer Glasscheibe nicht ganz verdeckt war. Es fand hier also keine Wasserzufuhr von außen statt, die Pflanzentheile verloren im Gegentheil solches durch Verdunstung. Trotzdem trat die scharfe geotropische Krümmung bei den Sprossen in kurzer Zeit auf[2]). Während aber die Internodien auf der Unterseite in wenigen Stunden auf die doppelte Länge sich streckten, verkürzten sich die Oberseiten derselben, wenn auch nur um 6—10 %, so doch sehr deutlich und regelmäßig.

Die Oberfläche der jungen Internodien, an sich noch runzlig und matt, wurde dabei noch runzliger und faltiger.

Die Oberseite der Grasknoten, die sich verkürzte, beschreibt Sachs »dunkel, opak, rauh von kleinen Querfältchen, welche Epidermis und Parenchym dieser Seite bilden; oft erkennt man außerdem eine tiefe Einknickung, es sieht so aus, als ob man den Knoten künstlich bis zur Knickung gebogen hätte«.

Diese sowohl äußerlich als auf mikroskopischen Schnitten wahrzunehmenden Verhältnisse auf der Konkavseite deuten darauf hin, daß dieselbe, die im Wachsthum zurückgeblieben, durch die Knickung mechanisch wie in einer Presse zusammengedrückt wird.

Eine weitere Veranlassung zu der Verkürzung, die sich besonders bei den Versuchen mit Hippuris geltend gemacht haben wird, ist die Wasservertheilung. Wenn die Konvexzellen sich strecken, nehmen sie eine relativ große Menge Wasser in sich auf. Wenn dies nun auch nicht der Oberseite entzogen wird, so wird doch das zuströmende Wasser besonders

1) Lehrbuch, IV. Aufl. p. 824.

2) Beobachtungen, daß horizontal frei aufgehängte abgeschnittene Stengel, die kein Wasser aufnehmen können, geotropische Bewegungen ausführen, liegen schon von Sachs vor.

von der Konvexseite verbraucht, und wenn die Konkavseite durch Verdunstung solches verliert, so kann sich bei ihr ein Wassermangel und eine damit Hand in Hand gehende Verkürzung einstellen.

Als das wichtigste Ergebniß der vorliegenden Untersuchung betrachte ich den Nachweis, daß bei der Reizkrümmung die Membran oder die Membranen der konvex werdenden Seite dehnungsfähiger werden und aus diesem Grunde rascher in die Länge wachsen, als die der konkaven Seite, deren Membranen umgekehrt, weniger in ihrer Dehnbarkeit gefördert als es bei normalem Wachsthum geschieht, eine geringere als die normale Streckung erfahren.

Nur wachsende Pflanzentheile[1]) sind zu Reizkrümmungen befähigt. In den wachsenden Zellen, deren Saftkonzentration sich, wie nachgewiesen, mit dem Alter verringert, ist ein (chemischer?) Einfluß des Protoplasmas auf die Zellwand vorhanden, der diese gegenüber dem Turgor nachgiebiger, d. h. dehnbarer macht[2]). Die Streckung ist erst ermöglicht durch diese Veränderung der Membran, in letzter Linie also durch die betreffende Thätigkeit des Plasmas. Wird ein wachsendes Organ aus der normalen Stellung in abnorme Lage gebracht, so ändert sich die vorher gleichmäßige Wachsthumsthätigkeit des Plasmas, indem dieselbe auf der konvex werdenden Seite erheblich gesteigert, auf der konkav werdenden Seite herabgesetzt wird[3]).

Warum diese Einwirkung auf die Membran bei abnormer Lage des wachsenden Theiles in verschiedener Weise modifizirt wird, darüber weiß man heute noch nichts. Nur soviel steht fest, daß es von der Reizbarkeit des betreffenden Organes abhängt, ob auf den einseitigen Reiz überhaupt eine Bewegung, ob eine solche in positivem oder eine in negativem Sinne erfolgen soll. Bekannte physikalisch-mechanische Verhältnisse reichen zur Erklärung solcher Erscheinungen nicht mehr aus und wir sind hier an einem Punkte angekommen, wo uns vorläufig jede Aussicht fehlt, auf exaktem

---

1) Mit Ausnahme der periodischen Bewegungen der Blattpolster.

2) Wie etwa Wärme den Kautschuk.

3) Hofmeister beschrieb (Ber. math.-phys. Klasse kgl. sächs. Akad. d. Wiss. 1860) einen Versuch, aus dem er schloß, daß die Dehnbarkeit der Epidermis auf der Unterseite bei einem Zwiebelschafte erhöht wird, nicht aber die des Parenchyms. Er glaubte den negativen Geotropismus daher aus einer Veränderung der Epidermisspannung gegenüber der Mark-Rindespannung, also der Spannung der Gewebe unter sich erklären zu können, und kam so auf den falschen Gedanken, daß nur Gewebe mit jener Spannung negativen Geotropismus zeigen könnten. Die fundamentale Thatsache, daß bei den Krümmungen eine Wachsthumserscheinung vorliegt, war H. ganz unbekannt, und wie wenig seine ganze Vorstellungsweise überhaupt mit der heute gültigen zu thun hat, geht allein schon daraus hervor, daß er den positiven Geotropismus der Wurzeln u. a. durch das Abwärtssinken ihrer weichen Gewebemasse erklärte.

Wege der Erklärung des Vorganges näher zu kommen. Das eigenartige Verhalten dorsiventral gebauter Organe gegenüber dem der radiär gebauten, Orthotropismus und Plagiotropismus, — das alles sind Erscheinungen, die das Problem noch räthselhafter, aber um so interessanter erscheinen lassen. Auch die Umwandlung der Reizbarkeit in verschiedenen Altersstadien, wie sie für so viele Pflanzenorgane, besonders für Blüten und Früchte, nachgewiesen ist, trägt dazu bei, auf alle sichtbaren Anhaltspunkte uns vorläufig verzichten zu lassen und auf die Reizbarkeit, die innere Disposition des Protoplasmas als das allein maßgebende Moment zurückzugehen.

Auch die Art und Weise, wie diese innere Disposition schließlich beim Protoplasma selbst zum Ausdruck gelangt, ist noch ganz dunkel. Wortmann glaubte diese in einer Bewegung desselben innerhalb der Organe gefunden zu haben. Positiv geotropisches Plasma soll sich nach ihm auf der Oberseite ansammeln, negativ geotropisches Plasma unten. Die Wände sollen dort, wo Plasmaanhäufungen sich bilden, stärker verdickt und die Krümmung durch daraus folgende Retardation des Wachsthums auf der konkaven Seite entstehen.

Es ist nun schon darauf hingewiesen, daß eine Verdickung der Membran nicht als Krümmungsursache vorliegt, daß ferner die einseitige Plasmaansammlung bei einzelligen Organen als Folge der Krümmung künstlich hervorgerufen werden kann. Es sieht aber auch mit der behaupteten Reizbewegung des Körnerplasmas innerhalb des Organs an und für sich sehr zweifelhaft aus.

Es wurde oben schon betont, daß die Internodialzellen von Nitella, in denen das Körnerplasma in rascher rotirender Bewegung begriffen ist, stark negativ geotropisch sich krümmen. Es kann dabei weder von einer einseitigen Ansammlung, noch überhaupt davon die Rede sein, daß dieses Plasma auf einen einseitigen Reiz reagirt. Dasselbe befindet sich, wie gesagt, durch seine Rotation in derselben Lage, wie eine Pflanze am Klinostat[1]).

Weiterhin führen Wurzelhaare von Nitellen und Charen, auch Pilzhyphen scharfe Reizkrümmungen dicht hinter der Spitze, also an Stellen aus, wo sie noch ganz mit Protoplasma vollgepfropft sind, wo also eine ungleiche Vertheilung desselben gar nicht auftreten kann. Gerade bei Phycomyces kann man fernerhin leicht den Nachweis liefern, daß die Plasmaansammlung an der Krümmungsstelle nur eine Folge der Krümmung selbst, nicht aber die Reaktion auf einen äußeren Reiz ist. Hat man nämlich einen Phycomycesfruchtträger horizontal gelegt, so krümmt er sich aufwärts und zeigt darauf an der konkaven Biegungsstelle meist Plasmaansammlung. Läßt

1) Vergleiche darüber meinen ausführlichen Aufsatz in der Naturwissenschaftl. Rundschau. 1888. No. 4 u. No. 5. »Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze«.



man ihn dann weiter wachsen und dreht ihn später so um, daß die konkave Seite nach unten kommt, so krümmt er sich eine Strecke weiter oben aufwärts, die Plasmaansammlung an der ersten, nun nach unten gekehrten Biegung bleibt aber unten. Somit kann diese Ansammlung keine geotropische sein, sondern ist von der Krümmung an sich abhängig.

Noch weniger haltbar scheint mir die Annahme der direkten Plasmawanderung in cellulären Organen. Zwar sind zwischen den einzelnen Zellen meist enorm feine Kanälchen vorhanden, und in gewaltsam horizontal gehaltenen Organen scheint auf der Konkavseite eine relative Plasmavermehrung vorzuliegen. Die letztere kann aber ebensowohl durch erhöhte Ernährung dort, wie durch erhöhten Verbrauch auf der Konvexseite zu stande kommen. Die Tangl'schen Poren sind zudem so enorm eng (selbst bei den stärksten Vergrößerungen meist nur nach Färbung und Quellung sichtbar), daß, wenn auch physikalisch, trotz der enormen Molekularkräfte solcher Kapillaren, eine Bewegung der kolloidalen Substanz durch sie möglich wäre[1]), die Ausgiebigkeit des Stofftransportes durch ganze Zellreihen hindurch eine verschwindend kleine sein müßte.

Ohne auf eine Erklärung für die Veränderungen an gewaltsam gestreckt gehaltenen Organen mich hier einlassen zu wollen, — denn diese bilden eine besondere Erscheinung für sich, — möchte ich aber darauf noch einmal hinweisen, daß die anscheinende Vermehrung des Plasmas auf einer Seite schon deshalb nicht die Folge einer direkten Wanderung sein kann, weil sich sonst die geotropische oder heliotropische Bewegung und Vertheilung des Plasmas in den einzelnen Zellen zeigen müßte. Davon ist aber keine Spur zu sehen, auch keine Stauung des Plasmas vor den engen Tangl-schen Kanälchen der einen Seite ist sichtbar. Wie ist aber eine geotropische Wanderung des Plasmas in einem vielzelligen Organ denkbar, wenn sie sich nicht in den einzelnen Zellen geltend macht?

In dem unten zitirten Aufsatz ist auch darauf aufmerksam gemacht, daß das Körnerplasma der Parenchymzellen meist in beständiger Bewegung begriffen ist und auch deshalb einseitig wirkenden Schwerkraftsreizen unzugänglich bleibt, wenigstens bei der Reaktion gegen den Reiz nicht in Betracht kommt.

Bei genauer Erwägung aller einschlägigen Verhältnisse kann deshalb eine durch den Reiz veranlaßte direkte Wanderung des Plasmas in den reizbaren Organen nicht ohne weiteres angenommen werden.

In meinem zitirten Aufsatz ist weiterhin gezeigt worden, wie alles

---

1) Vergl. Rundschau l. c. Ich fasse die Tangl'schen »Linien« als Verbindungen der Hautschicht auf, wodurch die Kontinuität der reizbaren Substanz erreicht wird, vielzellige Organe als Einheiten reagiren können. Eine Fortbewegung von Stoff ist dabei nicht nothwendig, sondern nur eine Leitung molekularer Bewegungen, für die solche Kanälchen natürlich weit genug sind.

darauf hindeutet, daß die Hautschicht des Protoplasmas als derjenige Theil desselben anzunehmen ist, welcher den Reizerscheinungen vorsteht, auch die Gestaltung der Pflanzen in direkter Weise beeinflußt.

Die relativ ruhende Hautschicht ist allein im stande, wie das besonders bei Nitella einleuchtet, einen Reiz als einseitigen aufzunehmen und in bestimmter Richtung darauf zu reagiren. — Bei der Bildung und der Veränderung der Membran ist nun aber nothwendig die ihr direkt anliegende Hautschicht in hervorragendster Weise betheiligt.

Es ist nur hier u. a. zu erinnern an die lokalen Verdickungen und Resorptionen von Membrantheilen. Nur die der Membran dicht anliegende ruhende Schicht kann so scharf begrenzte Skulpturen oder Löcher ganz lokal entstehen lassen. Wenn bei niederen Pflanzen, z. B. bei Algen, Seitenäste sich bilden sollen, so wird an diesen Stellen erst die Membran dehnbarer gemacht, sie stülpt sich aus, aber nicht dauernd kuglig, sondern sie wird so von dem Plasma in der Dehnbarkeit lokal beeinflußt, daß sie sich zu einem Cylinder ausdehnt, der schließlich nur noch an der Spitze sich vorstülpend wächst. Das Körnerplasma mit den Inhaltskörpern ist bei vielen Pflanzen dabei in Bewegung. Es bleibt als Regulator für die Dehnbarkeitsverhältnisse auch hier nur die direkt und unbeweglich anliegende Hautschicht übrig. Während bei einem Derbesiaschlauch die heliotropische Krümmung auftritt, bewegt sich das Körnerplasma langsam gleitend über die Stellen der Wand, die gedehnt, und solche, die nicht gedehnt werden, gleichmäßig fort. Der lokalisirte Einfluß auf die Veränderung wird daher hier von der lokal festgebannten Hautschicht ausgehen müssen.

Aber abgesehen von allen anderen Verhältnissen, auf die in meinem früheren Aufsatz hingewiesen ist, wird es also hier wieder durch die theils bekannten, theils nothwendig anzunehmenden engen Beziehungen zwischen Hautschicht und Membran wahrscheinlich, daß erstere auch bei den Reizkrümmungen die entscheidende Rolle spielt. Man wird sich vorstellen müssen, daß durch den Reiz die Hautschicht zu einer veränderten Thätigkeit gegenüber der Membran, zu einer einseitig gesteigerten resp. verminderten Beeinflussung ihrer Elastizität und Dehnbarkeit, angeregt wird.

Mit jener Annahme sind denn auch alle anderen Reizbewegungen im Pflanzenreich gut in Einklang zu bringen:

Die Reizbewegungen der nicht mehr wachsenden Blattpolster sind ziemlich sicher auf Wasserbewegungen zurückzuführen, wie das für Mimosa pudica erwiesen ist. Hier muß also der Filtrationswiderstand des Plasmas auf den antagonistischen Seiten verändert werden. Pfeffer wurde nun bei seinen »Osmotischen Untersuchungen« zu dem Schluß geführt[1], daß die

1) Vergl. auch, Über Aufnahme von Anilinfarben etc. Untersuch. des Tübing. Instituts. Bd. II. Heft 2. pag. 316 ff.

Hautschicht des Plasmas über Aufnahme und Abgabe von Substanztheilchen, also auch von Wasser, entscheidet. Wir hätten dann also auch hier dieselbe als reizauslösenden Faktor thätig.

Bei den Reizbewegungen nackter Plasmamassen ist es ebenso wieder die Hautschicht, welche sichtlich die aktive Rolle spielt. Sie ist es, welche die Cilien bildet, sie, die bei der Bewegung der Amöben und Plasmodien die Führung übernimmt, die Bewegung einleitet. Sie ist außerdem allein der Träger der Oberflächenspannung, deren Bedeutung für die Bewegung und Gestalt nackter Protoplasten neuerdings erst gewürdigt wurde[1]; das Körnerplasma im Innern hat daran keinen Theil.

So weisen uns denn alle pflanzlichen Reizerscheinungen auf die Hautschicht als den dabei maßgebenden organisirten Plasmatheil. Durch Veränderung ihrer Oberflächenspannung bewirkt sie die Reizbewegungen der nackten Protoplasten, durch Veränderung des Wassergehalts der Zellen steht sie den Bewegungen der Blattpolster vor, durch Einwirkung auf die Dehnbarkeit der von ihr beeinflußten Membran setzt sie mit Hilfe des Turgors die Krümmungsbewegungen behäuteter Zellen ins Werk.

1) BERTHOLD: Studien über Protoplasmamechanik. 1886.

XXV.

Die Lichtabsorption in assimilirenden Blättern.

Von

Dr. E. Detlefsen
in Wismar.

(Mit 8 Holzschnitten.)

Der wichtigste von allen chemischen Prozessen, die in den Pflanzen durch das Licht veranlaßt werden, ist die Assimilation. Die in den durchleuchteten chlorophyllhaltigen Organen gebildeten Kohlehydrate sind ja diejenigen Stoffe, aus denen sämmtliche anderen verbrennlichen Substanzen des Pflanzen- und Thierkörpers sich bilden. »Die Lichtwellen dringen in die oberirdischen Pflanzentheile mehr oder minder tief ein, sie werden nach Maßgabe ihrer Brechbarkeit und Schwingungsintensität in verschiedenen Schichten des Gewebes absorbirt, d. h. die betreffenden Bewegungsformen des Lichtäthers setzen sich hier in andere Bewegungen um, geben zu chemischen, thermischen, mechanischen und anderen Veränderungen in den Zellen die Kräfte her: die Lichtstrahlen sind Kraftquellen, welche der Pflanze von außen her zufließen«[1]). Bei der Assimilation wird Energie der Bewegung in Energie der Lage, lebendige Kraft der Ätherschwingungen in chemische Spannkraft (kinetische Energie in potentielle) umgewandelt, und so der Kraftvorrath gesammelt, der allein organisches Leben möglich macht.

Bekanntlich wurde schon zu Anfang dieses Jahrhunderts die Entdeckung gemacht, daß von den im weißen Sonnenlichte vereinigten Strahlen ungleicher Brechbarkeit die Strahlen größerer Brechbarkeit, die blauen und violetten, weit energischer Chlorsilber zersetzen als die weniger brechbaren rothen, gelben und grünen Strahlen. Es lag nahe zu vermuthen, daß auch bei der Assimilation die Strahlen größerer Brechbarkeit von besonders energischer Wirkung seien, und da einige fehlerhaft angestellte Versuche dies zu bestätigen schienen, wurde diese Vermuthung allgemein

1) J. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. Seite 1.



als richtig angesehen, und wir lesen z. B. in dem von BRANDES verfassten Artikel »Licht« in GEHLERS Physikalischem Wörterbuch[1]) folgendes: »So ist auch das Licht zum Leben, wenigstens der höheren Pflanzen, durchaus erforderlich, sofern blos in ihm, ohne daß höhere Temperatur dasselbe zu ersetzen vermöchte, die Zerlegung der Kohlensäure in sich entwickelndes Sauerstoffgas und in zurückbleibenden Kohlenstoff erfolgt; auch hier zeigt sich nach SENNEBIER und TESSIER das violette Licht unter den gefärbten Strahlen am wirksamsten.« Diese verkehrte Ansicht blieb auch dann noch die herrschende, als schon die Untersuchungen von DAUBENY[2]) und DRAPER[3]) vorlagen, in denen der Sachverhalt im wesentlichen richtig dargestellt ist, und von denen besonders die letztere alle Beachtung verdient hätte. Diese wurde ihr aber nicht zu Theil, und sie wurde zuletzt völlig vergessen.

Als 20 Jahre später J. SACHS[4]) eine umfassende Untersuchung über die Wirkungen der stärker brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes, die von einer genügend konzentrirten Lösung von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, und der weniger brechbaren (rothen, gelben und grünen) Strahlen, die von einer Kaliumbichromatlösung durchgelassen werden, auf verschiedene Lebensäußerungen der Pflanzen anstellte, war er daher mit Recht erstaunt zu finden, daß die Menge des von demselben Sproß im gemischten orangen Lichte abgeschiedenen Sauerstoffs fast ebenso groß ist, wie im weißen Sonnenlichte, daß dagegen die Gasabscheidung im gemischten blauen Lichte äußerst geringfügig ist. Chlorsilberpapier ließ im gemischten orangen Lichte der die Pflanzen enthaltenden Apparate keine merkliche Veränderung während der Beobachtungszeit erkennen, bräunte sich dagegen im gemischten blauen Lichte sehr energisch. Die hier zuerst angewandte, von SACHS erfundene Methode der Gasblasenzählungen zu beschreiben ist überflüssig, da dieselbe allgemein bekannt ist, und da sie auch zu Demonstrationszwecken wohl in jedem Kolleg über Pflanzenphysiologie verwandt wird.

SACHS suchte dann in der älteren botanischen Literatur nach Arbeiten, die denselben Gegenstand behandelt hatten, und fand deren außer den beiden eben erwähnten mehrere, von denen er am angeführten Orte eine kritische Besprechung gab, die man dort nachsehen möge.

Wir haben im vorliegenden Falle ein Ereigniß, das in der Geschichte der Wissenschaften sich öfter wiederholt. Eine Entdeckung wird auf einem bis dahin wenig bearbeiteten Gebiete gemacht. Niemand weiß die gefundene Thatsache zu verwerthen, und sie bleibt völlig unbeachtet, sie muß sogar bei einem gesunden Zustande der Wissenschaft unbeachtet

1) 2. Aufl. 1831. Band VI. S. 307.
2) Philosoph. Transactions. 1836. P. I. p. 149 ff.
3) Annal. d. Chim. et d. Phys. 1844. p. 214 ff.
4) »Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen.« Botanische Zeitung. 1864. S. 353 ff.

bleiben. Neu aufgefundene Thatsachen sind ja nur dann von Bedeutung, wenn sie mit anderen Thatsachen verknüpft werden.

Die Zusammenfassung gleichartiger Erscheinungen, ihre Darstellung unter gemeinschaftlichen Gesichtspunkten, die Auffindung der Einheit in dem Vielfachen macht die Wissenschaft. Eine bloße Zusammenhäufung von Thatsachen ist das gerade Gegentheil davon[1]). Darum ist es auch im Grunde gleichgültig, wer zuerst eine Thatsache beobachtet hat. Wichtig ist, wer sie zuerst richtig verstanden hat. Nur auf die Gedanken, welche sich an die Thatsachen anknüpfen, und auf deren logische Verbindung kommt es an, und wir sind nur dann berechtigt von einer bedeutenden, von einer großen Entdeckung zu sprechen, wenn neue fruchtbare Bahnen durch sie dem erkennenden Geiste eröffnet werden. Draper's Arbeit stand isolirt und wäre unbeachtet geblieben, wenn nicht Sachs' Abhandlung den Ausgangspunkt für den Fortschritt der Wissenschaft auf diesem Gebiete gebildet hätte, denn hier tritt die erwähnte Thatsache nicht vereinzelt auf. Wird doch in der citirten Abhandlung gezeigt, daß die stärker brechbaren und die weniger brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes auf verschiedene Lebensäußerungen der Pflanzen in völlig ungleicher Weise einwirken.

Die Frage, »welche Wirkung haben die einzelnen ungleich brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes auf die Assimilation?« wurde von W. Pfeffer im Würzburger botanischen Laboratorium unter Sachs' Leitung weiter untersucht[2]). Als Versuchsobjekte dienten möglichst gleiche Blätter von Landpflanzen. Ihre Assimilationsenergie wurde durch Messung der von ihnen während der Besonnung zersetzten Kohlensäuremengen bestimmt, was mit Leichtigkeit nach bekannter gasometrischer Methode ausführbar ist.

Die Eudiometer, in denen sich die Blätter befanden, waren mit doppelwandigen Glasglocken bedeckt. In jedem Versuche wurden mehrere so hergerichtete Objekte den Sonnenstrahlen ausgesetzt, und zwar war die Füllung des Zwischenraumes zwischen den beiden Wänden der Glasglocken bei einer immer Wasser, bei jeder der anderen eine zweckmäßig gewählte Farbstofflösung von bekannter Lichtabsorption, so daß also von jedem der Vergleichsobjekte bestimmte Strahlengruppen abgehalten waren, die zu dem hinter Wasser besonnten Blatte ungehinderten Zutritt hatten. Da die Oberflächengröße der benutzten Blätter und die Dauer der Beleuchtung bekannt war, konnte in jedem Falle die von einem Blattstück von 100 qcm Größe in der Stunde zersetzte Kohlensäuremenge berechnet werden. Die erhaltenen Resultate sind dadurch übersichtlicher gemacht, daß bei jedem Versuche die im weißen Licht, unter der mit Wasser gefüllten Glocke, zersetzte Kohlensäuremenge gleich 100 gesetzt wurde. Die unvermeidliche Fehler-

---

1) Die gegenwärtige botanische Litteratur krankt daran, daß dieser Sachverhalt nicht immer genügend beachtet wird.

2) Arb. des bot. Inst. Bd. 1. S. 1—76.

quelle bei diesen Versuchen, die Ungleichheit der benutzten Blätter, deren Assimilationsenergie verglichen wurde, ist dadurch unschädlich gemacht, daß PFEFFER eine genügend große Zahl von Messungen machte und aus den erhaltenen Resultaten das Mittel berechnete. Ich gebe hier PFEFFER's Tabelle[1]) dieser Mittelwerthe, und um zu zeigen, welchen Grad von Zuverlässigkeit seine Bestimmungen haben, berechnete ich nach bekannter Methode[2]) für jeden den wahrscheinlichen Fehler, den ich daneben stelle.

Das Licht ging durch:	Assimilationsenergie
Wasser	100
Kaliumbichromatlösung	88,6 ± 1,2
Kupferoxydammoniaklösung	7,6 ± 0,4
Orsellinlösung	53,9 ± 1,1
Anilinviolett in Alkohol	38,9 ± 1,1
Anilinroth in Alkohol	32,1 ± 1,0.

Durch Benutzung dieser 5 Farbstofflösungen ist eine genauere Orientirung über die Leistung der verschiedenen Strahlen von ungleicher Wellenlänge, aus denen das Sonnenlicht besteht, ermöglicht. Unterscheiden wir unter ihnen folgende Gruppen:

Gruppe I, rothes und oranges Licht, Strahlen, deren Wellenlänge 77 bis 59 Hunderttausendtel Millimeter beträgt;

Gruppe II, gelbes Licht, Wellenlänge 59 bis 53 Hunderttausendtel Millimeter;

Gruppe III, grünes Licht, Wellenlänge 53 bis 49 Hunderttausendtel Millimeter;

Gruppe IV, blaues und violettes Licht, Wellenlänge kleiner als 49 Hunderttausendtel Millimeter.

Die Lichtabsorption der benutzten Lösungen kann durch folgendes Schema dargestellt werden. Die schwarzen Felder bezeichnen, daß die Strahlen der betreffenden Gruppe absorbirt werden.

	I. roth, orange,	II. gelb,	III. grün,	IV. blau u. violett.
Kaliumbichromat				■
Kupferoxydammoniak	■	■	■	
Orsellin		■		
Anilinviolett		■	■	
Anilinroth		■	■	■

1) l. c. p. 11.

2) Vergl. KOHLRAUSCH, Leitfaden der praktischen Physik. VI. Aufl. Leipzig 1887. S. 2.

Unter der Voraussetzung, daß

1. die absorbirten Strahlen so weit geschwächt sind, daß ihre Wirkung auf die Assimilation verschwindend wird,
2. die durchgelassenen Strahlen nicht merklich an Intensität verloren haben,
3. die Wirkung jeder Strahlengruppe unverändert bleibt, ob sie nun allein oder kombinirt mit anderen auf die Blätter wirkt,

kann die Wirkung jeder Strahlengruppe berechnet werden. Die folgende von mir angestellte Berechnung der jeder Strahlengruppe entsprechenden relativen Assimilationsenergie — die Leistung aller im weißen Licht vereinigten Strahlen gleich 100 gesetzt — weicht insofern von der Pfeffer's ab[1], als ich von der Voraussetzung ausging, daß sämmtlichen oben mitgetheilten Bestimmungen derselbe Grad von Genauigkeit zugeschrieben werden könne. Statt also z. B. für die Bestimmung der relativen Assimilationsenergie des blauen und violetten Lichts blos das Mittel aus den Messungen für Kupferoxydammoniak zu Grunde zu legen (relative Fehlergröße $^1/_{19}$, s. oben), kann man diesen Werth nach den bekannten Prinzipien der Wahrscheinlichkeitsrechnung (»Methode der kleinsten Quadrate«) so berechnen, daß er auch mit den anderen Messungen so genau als möglich übereinstimmt.

Es sei die relative Assimilationsenergie des rothen und orangen Lichtes gleich x, die des gelben gleich y, die des grünen gleich z und die des blauen und violetten gleich w.

Die Wirkung des weißen Lichtes ist

$$100 = x + y + z + w\,,$$

die Wirkung des Lichtes, das durch eine Lösung von Kaliumbichromat gegangen,

$$88{,}6 = x + y + z\,,$$

die Wirkung des Lichtes, das durch eine Lösung von Kupferoxydammoniak gegangen,

$$7{,}6 = w\,,$$

die Wirkung des Lichtes, das durch Orsellinlösung gegangen,

$$53{,}9 = x + z + w\,,$$

die Wirkung des Lichtes, das durch eine Lösung von Anilinviolett gegangen,

$$38{,}9 = x + w\,,$$

die Wirkung des Lichtes, das durch eine Lösung von Anilinroth gegangen,

$$32{,}1 = x\,.$$

---

1) S. 44 seiner Abhandlung.

Aus diesen 6 Gleichungen ergeben sich nach der Methode der kleinsten Quadrate folgende

$$5x + 2y + 3z + 3w - 313,5 = 0\,,$$
$$2x + 2y + 2z + w - 188,6 = 0\,,$$
$$3x + 2y + 3z + 2w - 242,5 = 0\,,$$
$$3x + y + 2z + 4w - 200,4 = 0\,.$$

Hieraus findet man nach bekannten algebraischen Methoden

$$x = 31,325\,,\quad y = 44,575\,,\quad z = 14,225\,,\quad w = 8,350\,.$$

Es ist also in folgenden Strahlengruppen:	die relative Assimilationsenergie:
roth und orange	31,3
gelb	44,6
grün	14,2
blau und violett	8,4.

Diese Zahlen weichen von den in PFEFFER's Arbeit mitgetheilten nur unerheblich ab, so daß das Resultat »fast die Hälfte der ganzen zersetzenden Kraft des Sonnenlichtes kommt den gelben Strahlen zu, von welchen aus dieselbe nach beiden Seiten des Spektrums schnell abnimmt« praktisch dasselbe bleibt[1]). Theoretisch ist dagegen die eben gegebene Ableitung von Wichtigkeit, denn LOMMEL's Einwand[2]), PFEFFER habe nur deshalb den Zersetzungswerth des rothen und orangen Lichtes kleiner als den des gelben gefunden, weil die Anilinrothlösung auch die rothen Strahlen erheblich geschwächt hätte, ist den von mir berechneten Zahlen gegenüber nicht mehr aufrecht zu erhalten.

Das Resultat dieser Berechnung ist unvereinbar mit der Behauptung von LOMMEL[3]) »Für die Assimilationsthätigkeit der Pflanze sind die wirksamsten Strahlen diejenigen, welche durch das Chlorophyll am stärksten absorbirt werden und zugleich eine hohe mechanische Intensität (Wärmewirkung) besitzen. Es sind dies die rothen Strahlen zwischen *B* und *C*.« Zu diesem deductiv abgeleiteten Satze gelangte LOMMEL ausgehend von dem richtigen Satze, daß die Strahlen, welche in den Blättern chemische Arbeit leisten, von ihnen absorbirt werden. Er kehrte diesen Satz einfach um und behauptete: »Die Strahlen, welche von den Blättern absorbirt werden, leisten in ihnen eine ganz bestimmte chemische Arbeit, nämlich die Zersetzung der Kohlensäure und Bildung der Stärke.

Übrigens war besonders damals die Vorstellung, daß die selektive Absorption, die Farbe, des Chlorophylls in irgend einer Beziehung zu seiner Leistung bei der Assimilation stehen müsse, ziemlich verbreitet. Auch

1) PFEFFER l. c. p. 46.
2) POGGENDORFF's Annalen. Bd. 143 (1871). S. 583.
3) l. c. p. 581.

Pfeffer drückte sich in der besprochenen Arbeit noch sehr vorsichtig über diese Frage aus. Er hatte hinter ziemlich konzentrirten Chlorophylllösungen nur eine geringe Assimilationsenergie gefunden (10—20 % der Leistung im weißen Lichte) und sagt darüber[1]:

»Der mittlere Zersetzungswerth von 15,9 erscheint auffallend gering, wenn man bedenkt, daß die Absorptionsstreifen von Gelb und Grün nur wenig und auch von den orangen und rothen Strahlen nur einen Theil verdunkeln. Freilich wird auch von den zwischen den Absorptionsstreifen liegenden Strahlen ein erhebliches Quantum absorbirt, wie deren sehr entschiedene Lichtschwächung unzweifelhaft darthut. Diese Lichtschwächung kann sehr wohl die Ursache sein, daß die Assimilation hinter einer Chlorophylllösung so auffallend beeinträchtigt wird, doch fehlen wieder bestimmte Anhaltspunkte, um eine andere Möglichkeit zu widerlegen, daß nämlich die in den Absorptionsstreifen ausgelöschten Lichtstrahlen die Assimilation in ganz überwiegender Weise einleiten können.«

Da das Maximum der Lichtabsorption im Chlorophyll zweifellos im rothen Theil des Spektrums liegt — der zwischen *B* und *C* liegende dunkle Streifen ist bei geringer Konzentration der Lösung oder bei Untersuchung dünner Blätter im Sonnenlichte allein wahrnehmbar — müßte eine ganz überwiegende Leistung der in den Absorptionsstreifen ausgelöschten Lichtstrahlen zu einer ganz anderen Vertheilung der Assimilationsenergie in den 4 verschiedenen Spektralbezirken führen, als wir sie eben kennen gelernt haben. Doch war es nicht zu verwundern, daß, da Pfeffer selbst sich so wenig bestimmt ausgedrückt hatte, Lommel noch einen Schritt weiter ging und aus Pfeffer's Versuchen glaubte folgern zu können, daß die in dem zwischen *B* und *C* liegenden Absorptionsstreifen ausgelöschten rothen Lichtstrahlen die Assimilation in ganz überwiegender Weise bewirken.

Jetzt unternahm Pfeffer eine neue Versuchsreihe[2]. Die von einem Heliostaten reflektirten Sonnenstrahlen gelangten durch einen Spalt in das verdunkelte Versuchszimmer, wo in der bekannten Weise durch Prisma und Linse ein objektives Spektrum von großer Lichtstärke hervorgebracht wurde. Die relative Assimilationsenergie in den verschiedenen Bezirken desselben wurde durch die von Pfeffer früher nur nebenbei benutzten Gasblasenzählungen bestimmt. Die meisten Gasblasen wurden im intensivsten Gelb abgeschieden. In allen anderen Spektralbezirken ist die Gasabscheidung geringer. Auch den Absorptionsstreifen des Chlorophylls entsprechen

---

1) S. 49 u. 50.

2) Bot. Zeitung. 1872. No. 23 ff. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung d. ges. Naturw. z. Marburg. 1872. No. 4.

keine Strahlengruppen von besonders hervorragender Wirksamkeit. Wenn die Assimilationsenergie als Funktion der Wellenlänge nach diesen Versuchen graphisch dargestellt wird, zeigt die erhaltene Kurve keine den Absorptionsstreifen des Chlorophylls entsprechenden sekundären Maxima.

Auch SACHS[1]) hat sich mit aller Bestimmtheit dahin ausgesprochen, daß die Absorptionsstreifen des Chlorophyllfarbstoffes in keiner kausalen Beziehung zur Funktion der Chlorophyllkörner bei der Zersetzung der Kohlensäure stehen. Dasselbe hatte GERLAND[2]) aus PFEFFER's zuerst genannter Arbeit gefolgert.

Die Frage, welche ich für diese hier vorliegende Arbeit mir gestellt habe, heißt:

Ist die Lichtabsorption in einem nicht assimilirenden grünen Blatte überhaupt dieselbe wie die Lichtabsorption desselben Blattes, während es assimilirt?

Man kann vermuthen, daß dieselben Lichtstrahlen, welche beim Hindurchgange durch ein Blatt, das aus irgend einem Grunde (z. B. aus Kohlensäuremangel oder wegen zu niedriger Temperatur) nicht assimiliren kann, in Wärme umgewandelt werden, daß dieselben Strahlen im assimilirenden Blatte chemische Arbeit leisten. Daß die vom Chlorophyllfarbstoff absorbirten Strahlen diese Rolle nicht spielen, wissen wir. Aber es werden ja auch Strahlen von anderer Wellenlänge als diese, es werden auch die vorwiegend bei der Assimilation verbrauchten gelben Strahlen stets beim Durchgange durch ein Blatt geschwächt, und GERLAND, der (l. c.) zur Erklärung der maximalen Leistung des gelben Lichtes bei der Assimilation dem Protoplasma eine bläuliche Farbe zuschrieb, meinte doch ganz zweifelsohne, das Protoplasma der Chlorophyllkörner habe immer diese bläuliche Farbe, auch dann, wenn sie nicht assimiliren.

Daneben müssen wir aber doch auch an eine andere Möglichkeit denken, nämlich die, daß die bei der Assimilation verbrauchten Strahlen von einem nicht assimilirenden Blatte überhaupt gar nicht absorbirt werden, daß also die Lichtabsorption im assimilirenden Blatte eine andere sei als im ruhenden, daß es im ersteren Falle also mehr Licht und zwar natürlich vorwiegend gelbes Licht absorbire als im letzteren.

Diese Vermuthung wird manchem meiner Leser vielleicht recht absurd erscheinen. Gerade die physikalisch gebildeten unter ihnen werden sich sofort sagen, dann müßte ja das assimilirende Blatt eine ganz andere Farbe haben als das ruhende, man müßte es also wohl schon an der Farbe eines besonnten Blattes sehen können, ob dasselbe assimilirt oder nicht, ob z. B. die Luft in einer Flasche, in der ein Blatt sich befindet, reich ist an

1) Lehrbuch d. Botanik. 3. Aufl. 1873. S. 668.

2) POGGENDORFF's Annalen. Bd. 143 (1871). S. 609.



Kohlensäure, oder ob sie gar keine Kohlensäure enthält. Und doch haben meine Messungen mir gezeigt, daß in der That die Menge des von einem assimilirenden Blatte absorbirten Lichtes stets größer ist, als die Menge Licht, welche dasselbe Blattstück wenige Minuten später oder früher im Sonnenschein absorbirt, wenn es sich in kohlensäurefreier Luft befindet. Der Ausfall ist nicht sehr bedeutend, das kann er aber auch nicht sein, denn nur ein kleiner Theil der Gesammtenergie des Sonnenlichtes wird bei der Assimilation verbraucht.

Dies folgt auch aus den von Sachs[1]) ausgeführten Bestimmungen der Stärkemengen, die von einem Quadratmeter Blattfläche im Sonnenschein gebildet werden.

Es ist klar, daß die bei Verbrennung dieser Stärke erhaltene Wärmemenge ein Maß abgiebt für die lebendige Kraft des Lichtes, welche bei deren Bildung sich in Spannkraft umsetzte. Die Verbrennungswärme der Stärke kann gleich der des trockenen Holzes gesetzt werden. Es liefert 1 g trockenes Holz bei der Verbrennung 4,3 Wärmeeinheiten[2]). 1 qm Blattfläche bildet in der Stunde cirka 1,5 g trockener Stärke[3]), verbraucht also dabei einen 6,5 Wärmeeinheiten entsprechenden Theil der Gesammtenergie des Sonnenlichtes, die wir gleich 700—900 Wärmeeinheiten setzen können. Es werden also cirka 0,8 % der kinetischen Energie des auf ein assimilirendes Blatt fallenden Sonnenlichtes in potentielle Energie umgewandelt[4]).

Unter diesen Umständen kann von einer ganz anderen Färbung des von einem assimilirenden Blatte durchgelassenen Lichtes nicht die Rede sein. Vielleicht gelingt es unter besonders günstigen Versuchsbedingungen zu zeigen, daß in dem Spektrum des Sonnenlichtes, welches durch ein assimilirendes Blattstück ging, das Gelb ein wenig schwächer ist, als in dem Spektrum des Lichtes, welches gleichzeitig durch ein Stück desselben Blattes ging, das nicht assimiliren konnte, da es sich in kohlensäurefreier Luft befand. Ich habe in dieser Richtung bis jetzt keine Versuche angestellt, da es mir zunächst darauf ankam zu zeigen, daß die Bewegungsenergie des von einem Blattstück durchgelassenen Sonnenlichtes, gemessen an der Erwärmung eines kleinen Thermoelementes, kleiner ist, wenn das Blattstück sich in Luft befindet, die 10 % Kohlensäure enthält, als wenn es in kohlensäurefreier Luft ist, und daß ferner die gefundene Verminderung

---

1) »Ein Beitrag zur Kenntniß der Ernährungsthätigkeit der Blätter.« Arb. Bot. Inst. Bd. III. S. 1 ff.

2) Wüllner, Experimentalphysik. II. Aufl. Bd. 2. S. 438.

3) Vergl. Sachs l. c. S. 25 u. f.

4) Diese Entwickelung gab ich schon früher einmal: »Wissen der Gegenwart«. Leipzig-Prag 1887. Bd. 59. S. 133 u. f.

der Bewegungsenergie des Lichtes bei der Assimilation mit der oben berechneten Zahl genügend übereinstimmt.

Ich fand nämlich im Mittel die Verminderung der Energie des Lichtes hinter dem assimilirenden Blattstück in Prozenten der auf das Blattstück fallenden Lichtmengen für ein Blattstück von

Urtica dioeca zu 0,9 %
Humulus Lupulus zu 0,3 %
Asarum europaeum zu 1,1 %.

Das Detail der Versuche werde ich weiter unten mittheilen. Dort wird auch ersichtlich, daß die zweite Zahl aus vier Messungen abgeleitet wurde, von denen eine fehlerhaft war, daß sie somit zu ungenau ist. Doch glaubte ich sie immerhin hier auch anführen zu müssen.

Das von dem Spiegel eines Heliostaten wagerecht zurückgeworfene Sonnenlicht kann durch eine große Sammellinse (Fig. 1 *a*) von fast 1 m Brennweite konzentrirt werden. Diese Linse wandte ich übrigens nur bei einem Versuche an. Es war nämlich in diesem Falle die auf das benutzte Blattstück fallende Lichtmenge so groß, daß ich sie nicht mehr messen konnte und mich begnügen mußte, die Wärmewirkung der Lichtstrahlen zu bestimmen, die durch dasselbe Blattstück hindurch gingen, während es sich abwechselnd in kohlensäurehaltiger und in kohlensäurefreier Luft befand. Bei allen Versuchen ging das Licht durch eine 15 cm dicke Schicht einer völlig klaren kalt gesättigten Lösung von Alaun in Wasser, enthalten in dem Gefäß *b*, die, wie ich mich durch einen besonderen Vorversuch überzeugte, alle dunkeln ultrarothen Strahlen absorbirt. Stand nämlich vor der vorderen Öffnung des Apparates in dem kleinen, innen geschwärzten Holzkästchen (Fig. 1 c) eine dunkle Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff, so zeigte die Lage des Galvanometerspiegels, die jetzt auch bei Beleuchtung des Apparates ganz dieselbe blieb wie bei Verdunkelung, daß alle Strahlen völlig absorbirt wurden. Zur Verdunkelung dient ein Schirm, gebildet aus zwei außen geschwärzten Blechplatten (Fig. 1 *d*), deren gegenseitiger Abstand 1 cm ist. Er hängt an 2 Schnüren, die über Rollen laufen, und konnte somit von demselben Gehülfen, der mir die Einstellung des Handheliostaten nach einer auf der Vorderwand von Fig. 1*b* vorhandenen, in der Figur nicht angegebenen kreisförmigen Marke besorgte, heraufgezogen und herabgelassen werden. Dadurch war während der Versuche jede störende Annäherung an den so überaus empfindlichen Apparat ausgeschlossen.

Das Thermoelement ist von einem innen geschwärzten Kasten aus dickem Holze umschlossen und steht durch die Leitung (Fig. 1*e*) mit dem Spiegelgalvanometer in Verbindung. Seitenwände, Hinterwand und Decke dieses Kastens sind abnehmbar und müssen abgenommen werden, wenn das Versuchsobjekt vor die Öffnung des Thermoelementes gebracht wird oder zur Seite geschoben werden soll, so daß das Licht dann direkt auf das Thermoelement fällt.

Außerdem sind in Fig. 1 noch die Vorrichtungen gezeichnet, die ich benutzte, um das Objekt abwechselnd in einem Strome kohlensäurehaltiger und dann wieder in einem Strome kohlensäurefreier Luft verweilen zu lassen. Fig. 1*f* ist eine Mariottesche Flasche. Sie steht durch einen aus

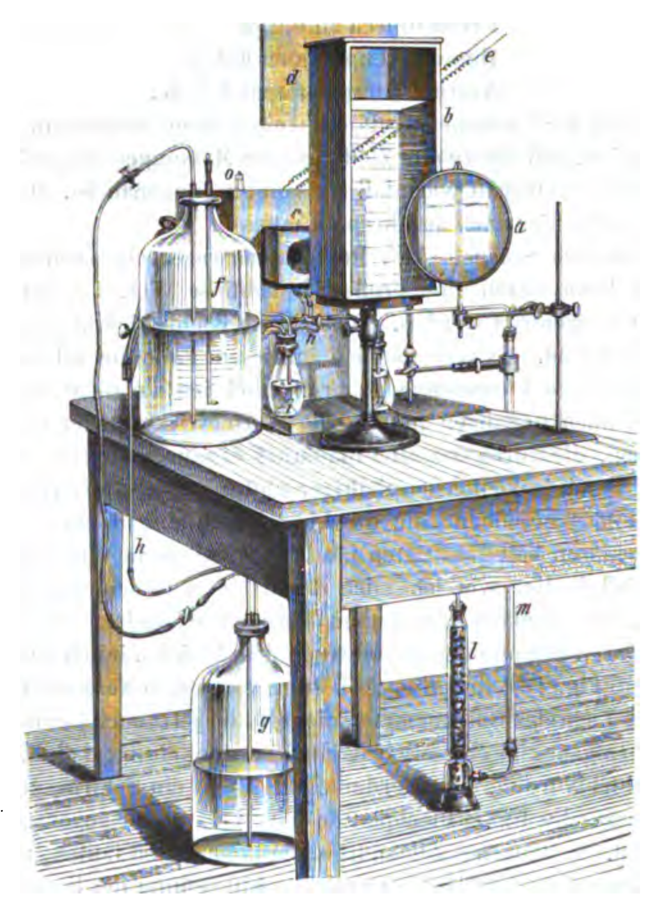


Fig 1.

Glas- und Kautschukröhren gebildeten Heber mit der Flasche *g* in Verbindung, die kohlensäurehaltige Luft (meist 10 % Kohlensäure) enthält. Durch einen zwischen die Gummischläuche eingeschalteten Glashahn regulirte ich die Geschwindigkeit der Wasserströmung in diesem Heber so, daß in der Minute cirka 40 Luftblasen in die Mariottesche Flasche eintraten. Dann fließen durch den Heber in derselben Zeit cirka 50 ccm Wasser. Ein Quetschhahn, sichtbar in Fig. 1 am oberen gläsernen Theil des Hebers, konnte zur Unterbrechung des Wasserstromes dienen. Er wurde nur dann benutzt, wenn eine Versuchsreihe beendigt war und für eine neue Ver-

suchsreihe ein anderes Blattstück in den Apparat eingelegt werden sollte. Von *g* aus geht die Luft durch einen Gummischlauch, der entweder mit der Glasröhre *h* oder mit der in das Absorptionsgefäß *l* führenden Glasröhre verbunden wird. Im ersteren Falle geht die Luft durch eine mit Wasser zur Hälfte gefüllte Flasche (Fig. 1, *i*) und tritt durch den linken Schenkel des Dreiwegrohres *k* bei passender Stellung des T-förmig durchbohrten Hahnes in diesem Rohre zum Versuchsobjekt. Andernfalls geht sie durch das Absorptionsgefäß *l*, das mit Holzkohlestückchen gefüllt ist, die ich in einer sehr konzentrirten Natronlauge eine Zeitlang gekocht hatte, und die daher mit einem Brei von Natronlauge und auskrystallisirtem Ätznatron bedeckt waren. Hier verliert die Luft natürlich außer der Kohlensäure auch noch einen Theil des in ihr enthaltenen Wasserdampfes. In der 85 cm langen, mit nassen Bimssteinstückchen gefüllten Röhre *m* sättigt sie sich wieder mit Wasserdampf, geht durch die mit klarem Kalkwasser zur Hälfte gefüllte Flasche *n*, und tritt von der anderen Seite in das Dreiwegrohr *k*. Die Zuleitungsröhren, welche die Luft in die Flaschen *i* und *n* leiten, tauchen so tief ein, daß durch beide unter gleichen Umständen in gleichen Zeiten dieselbe Luftmenge hindurchgeht. *o* in Fig. 1 ist das obere Ende eines genauen Thermometers (Normalthermometer Nr. 57 von Fuess in Berlin), dessen Kugel sich neben dem Stativ des Thermoelementes befand.

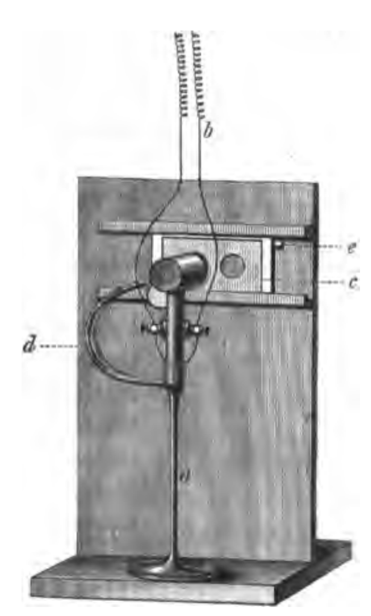


Fig. 2.

Figur 2 zeigt den auch in Fig. 1 gezeichneten Holzkasten, das Gehäuse des eigentlichen Apparates, geöffnet von hinten. Das in dem Stativ *a* enthaltene Thermoelement steht durch die isolirte Drahtleitung *b* in Verbindung mit dem Galvanometer. Die runde Fußplatte dieses Gehäuses ist durch Schrauben auf dem Boden des Holzkastens befestigt. Der obere Theil der vertikalen Säule des Gehäuses ist hohl. Er enthält das Thermoelement, dessen Löthstelle in der Mitte eines wagerechten, 3 cm weiten Messingrohrs liegt, das innen polirt und vergoldet ist. Dieses Rohr hat vorne einen in der Figur sichtbaren Deckel, der durch Drehung um einen der Rohrachse parallelen Stift geöffnet wird und während der ganzen Dauer eines Versuchs offen bleibt. Er ist nur geschlossen, wenn der Apparat nicht gebraucht wird. Der Blechkasten (Fig. 2*c*) von 40 ccm Inhalt enthält das Versuchsobjekt, ein kleines, circa 6 cm langes und ebenso breites Blattstückchen. In ihn

sind vorne und hinten Platten von weißem Spiegelglas luftdicht eingekittet, oben ist er durch einen Deckel ziemlich luftdicht verschlossen. Von dem Dreiweghahne (Fig. 1*k*) aus führt ein Rohr durch die Vorderwand des Holzkastens, das durch den Gummischlauch (Fig. 2*d*) die Luft zu dem Versuchsobjekte leitet. Sie entweicht durch die kurze Röhre (Fig. 2*e*).

Der Blechkasten enthält eine senkrecht stehende Blechplatte mit zwei in derselben Höhe liegenden kreisförmigen Öffnungen von 3 cm Durchmesser. Hinter der einen von diesen und zwar hinter der in Fig. 2 links liegenden wird das Blattstück durch 2 dünne Gummiringe, die um die Blechplatte herumgelegt sind, so festgehalten, daß es seine Oberseite dem Lichte zukehrt. In den mit Graphit eingeriebenen Falzen von 2 Holzleisten kann der Blechkasten leicht hin- und hergeschoben werden. 2 Marken, ins Holz geschnittene Kerben, ermöglichen es, daß man ihn rasch in diejenige Stellung schieben kann, wo eines der beiden Löcher gerade vor der Mündung des Thermoelementes steht. Über die nicht von dem Blattstück bedeckte, in Fig. 2 rechts liegende Öffnung in der Blechplatte ist ein enges Gitter aus dünnem Messingdraht gelöthet. Dadurch erreiche ich folgendes: die Lichtstrahlen breiten sich nach dem Durchgange durch das Blattstück von dessen Unterseite nach allen Seiten gleichmäßig aus; ebenso verhalten sich die Strahlen nach dem Durchgange durch das Gitter infolge der Beugung. Natürlich wird durch die Messingdrähte des Gitters ein bedeutender Theil des Lichtes von dem Thermoelement abgehalten. Doch läßt sich das auf das Gitter auffallende Lichtquantum aus dem hinter demselben gemessenen leicht berechnen.

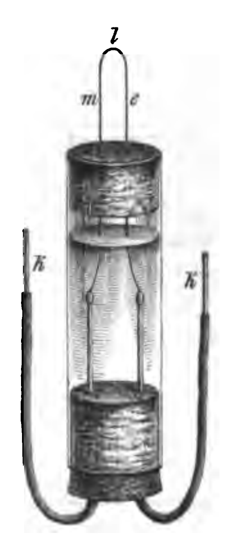


Fig. 3.

Das Thermoelement[1]) (Fig. 3) besteht aus einem Messingdraht *m* von $^1/_5$ mm Dicke und einem Eisendraht *e* von derselben Dicke, die mit ihren Enden bei *l* stumpf zusammengelöthet sind. Einen Überschuß des Löthmetalls (Zinn) habe ich dabei nach Möglichkeit vermieden. Unten sind diese Drähte an 1 mm dicke Kupferdrähte *k* gelöthet, die durch isolirte Klemmschrauben mit der zum Galvanometer führenden Leitung verbunden werden. Die unteren Löthstellen des Thermoelements liegen in einem mit Petroleum gefüllten Glasrohr. Die dasselbe verschließenden Korke wurden sorgfältig mit einer dünnen Nadel durchbohrt und, um jedes Durchdringen des Petroleums unmöglich zu machen, noch mit Leim überzogen. Der Bogen *mle* wurde gleichmäßig mit Ruß überzogen und das Thermoelement dann in das aufgeschraubte Messinggehäuse so weit hineingeschoben, daß die Fläche des oberen Korkes ein

1) Vergl. Kohlrausch, Praktische Physik. 6. Aufl. S. 83.

wenig unterhalb des wagerechten Rohres lag, und die Löthstelle l sich gerade in dessen Mitte befand. Das Licht trifft also nur den Bogen $m l e$, die unteren Löthstellen sind in völliger Dunkelheit.

Das Galvanometer, ein Spiegelgalvanometer mit astatischer Nadel und zwei neben einander geschalteten Rollen aus dickem Kupferdraht, steht auf einer sehr festen Wandkonsole. Da das Versuchszimmer zu ebener Erde liegt und die Wand fast $^3/_4$ m dick ist, sind Störungen durch Erschütterung nach Möglichkeit ausgeschlossen. Ein Gehäuse, das auf der dem Beobachter zugewandten Seite ein planparalleles Glas von genügender Größe trägt, hält den Luftzug von dem Apparate ab. Das Ablesefernrohr und die 2000 mm lange Skala sind an einem starken Holzgestell befestigt, dessen große Fußplatte auf dem Boden des Zimmers festgeschraubt ist. Da während der Beobachtungen Niemand im Zimmer umhergeht, ist diese Befestigung von genügender Sicherheit. Eine besondere Dämpfungsvorrichtung ist an dem Galvanometer nicht vorhanden.

Die Astasie der Nadel bedingt zwar eine große Empfindlichkeit des Galvanometers, andererseits ist deren große Unruhe aber auch recht störend und es mussten die Versuche in folgender Weise angestellt werden. Wenn Alles vorbereitet war, das Blattstück sich im Recipienten befand, der Heliostat in den geschlossenen Laden des von der Sonne beschienenen Fensters eingesetzt — auf die Skala fällt durch 2 andere nicht besonnte Fenster so viel Tageslicht, daß die Ablesungen keinerlei Schwierigkeiten machen — das Gitter vor die Öffnung der Thermosäule geschoben und der oben beschriebene Aspirator in Gang gesetzt war, wurde bei geschlossenem Rohr des Heliostaten zunächst wenigstens 5 Minuten lang gewartet, damit der Apparat, der sich bei meiner Annäherung, da ich ja zum Einsetzen des Recipienten den Holzkasten für kurze Zeit öffnen mußte, etwas erwärmt hatte, sich wieder völlig abkühlte. Nun wurden mehrere auf einander folgende Umkehrpunkte der Nadel notirt, um aus ihnen später die Ruhelage der Nadel zu berechnen. Dann wurde die Öffnung im Heliostatenrohr geöffnet, der Heliostat ein wenig gedreht, so daß die Strahlen richtig auf den Apparat fielen. Jetzt wurde der diesen verschließende Schirm (Fig. 1, *d*), der bis dahin stets so hing, daß kein Licht auf das Thermoelement fallen konnte, emporgezogen. Bei seiner geringen Masse nimmt das Thermoelement fast momentan eine der Intensität der Bestrahlung proportionale konstante Temperatur an. Die Nadel schlägt aus und beginnt mit abnehmender Amplitude um ihre neue Gleichgewichtslage zu schwingen. Um diese zu bestimmen, genügt die Aufzeichnung der ersten 5 oder 7 Umkehrpunkte. Ist dies geschehen, so wird der Schirm wieder herabgelassen und der Heliostat geschlossen. Eine solche Lichtmessung nimmt im Ganzen nur etwa $1^1/_2$ Minute in Anspruch.

Um die andere Öffnung des Blechschirmes vor das Thermoelement zu schieben, wurde sofort der Holzkasten geöffnet. Die Annäherung an das

Thermoelement, dessen Gehäuse natürlich niemals mit der Hand berührt wurde, dauerte immer nur ganz kurze Zeit, und wenn Alles wieder für die neue Messung hergerichtet war, begab ich mich auf meinen Platz zurück und wartete, bis die Temperatur der Löthstelle wieder konstant geworden war, was an der Gleichgewichtslage der Nadel sich ja leicht erkennen läßt.

Die Beobachtungen sind an völlig sonnenhellen Tagen ausgeführt. Nur dann ist nämlich die Helligkeit genügend konstant, daß aus den von Zeit zu Zeit ausgeführten Messungen der durch das Gitter hindurchgehenden Lichtmengen ein Schluß gestattet ist auf die Lichtmengen, welche die Blattoberfläche trafen.

Die bei Erwärmung der Löthstelle des Thermoelementes eintretenden Lagenänderungen der Nadel können als der Temperaturerhöhung, also auch als der Quantität des Lichtes proportional angesehen werden, da der größte beobachtete Ausschlag nur einer Drehung von 11° 16′20,″75 entspricht.

Die im Fernrohr beobachteten Umkehrpunkte sind nur bei ganz kleinen Ausschlägen den Drehungswinkeln proportional, dann findet man den Ausschlag, indem man von der abgelesenen Zahl die dem mittleren Skalentheil, d. h. derjenigen Stelle der Skala, die von einem durch die zu ihr senkrechte Fernrohrachse gelegten Loth geschnitten wird, entsprechende Zahl abzieht. Bei allen meinen Versuchen war 300,0 der mittlere Skalentheil. Größere Ausschläge müssen in den Bogen proportionale Stücke umgerechnet werden. Der Abstand der Skala vom Spiegel war nach Anbringung der Korrektur für Spiegel- und Deckglasdicke bei den Versuchen 1 bis 3 2168 Skalentheile, in Versuch 4 4546 Skalentheile. Eine Korrektur des Spiegelabstandes wegen Neigung oder Krümmung des Spiegels war nicht nöthig, da der Spiegel genau vertikal stand und völlig eben war. Es sei A der Skalenabstand, gemessen in Skalentheilen, der einem Ausschlage von n Skalentheilen entsprechende Bogen sei φ Sekunden, $\varphi = \text{arc tang}\,\frac{n}{A}$, dann ist die Länge dieses Bogens in Skalentheilen $N = \frac{A\,\varphi}{206264,8}$. Hiernach wurde eine Reduktionstabelle immer um 50 Skalentheile fortschreitend mit Proportionaltheilen zur Interpolation für dazwischen liegende Werthe berechnet, so daß also nachher die Umwandlung der beobachteten Ausschläge in den Bogen proportionale Stücke keine Mühe machte. Aus den so erhaltenen reduzirten Ausschlägen berechnete ich in derselben Weise, wie dies bei Schwingungsbeobachtungen von Wagen üblich ist, die Ruhelage der Nadel.

Sämmtliche Ausschläge nach links wurden addirt und aus ihrer Summe das Mittel berechnet. Ebenso wurde mit den Ausschlägen nach rechts verfahren. Aus den beiden so erhaltenen Ausschlägen giebt das Mittel mit ausreichender Genauigkeit die Ruhelage der Nadel. Die sich somit aus der

Ruhelage der Nadel, während die Löthstelle nicht erwärmt ist, und aus ihrer Ruhelage, wenn die Löthstelle durch darauffallende Lichtstrahlen erwärmt wird, ergebende Lagenänderung der Nadel dient als Maß für die Energie der auf die Löthstelle fallenden Lichtstrahlen.

Zur Berechnung der auf das Blatt fallenden Lichtmengen aus den mit Hilfe des Drahtgitters gemessenen dient folgende Überlegung. Es sei die Breite der Gitterstäbe a, die Breite der Zwischenräume zwischen ihnen b, so verhält sich das Quantum des auf die kreisförmige Öffnung von 3 cm Durchmesser auffallenden Lichtes zum Quantum des durch das Gitter hindurchgehenden wie die entsprechenden Oberflächen, d. h. wie $(a + b)^2 : b^2$. a und b wurden durch mikroskopische Messungen mit dem Okularmikrometer bestimmt. Die Drahtdicken fand ich dabei ganz gleichmäßig zu 0,2150 mm. Völlige Gleichheit der Zwischenraumbreiten war dagegen nicht vorhanden. Es wurden also 15 in einer Reihe hinter einander von rechts nach links liegende und 15 in einer dazu senkrechten Reihe gemessen.

Das Mittel aus diesen 30 Messungen ist 0,3292 mm, mit einem wahrscheinlichen Fehler von $\pm$ 0,0036 mm, was für den vorliegenden Zweck eine völlig genügende Genauigkeit ist.

$$(a + b)^2 : b^2 = 0{,}5442^2 : 0{,}3292^2 = 2{,}7329 : 1 .$$

Die hinter dem Drahtgitter gemessene Helligkeit muß also mit 2,7329 multiplizirt werden.

Da die Temperatur des Blattstückes bekanntlich höher ist als die seiner Umgebung, verdunstet aus ihm beständig Wasser, obgleich die umgebende Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, und es bildet sich auf den Glaswänden des Recipienten ein Beschlag mit feinen Wassertröpfchen, die beständig wachsen und zuletzt ganz große Tropfen geworden sind. Dadurch verringert sich deren Durchsichtigkeit, und es gelangen allmählich immer kleinere Lichtmengen zum Thermoelemente. Jedenfalls ist es aber gestattet anzunehmen, daß die Verminderung der Durchsichtigkeit des Recipienten in kurzen Zeiten gleichmäßig gewesen sei. Ich fand z. B. (Versuch 1) die auf eine Öffnung von 3 cm Durchmesser fallende Lichtmenge $11^h\,49'$ zu 1539,2, $12^h\,32'$ zu 1363,7; sie verminderte sich also in 43 Minuten um 175,5. Um $12^h\,3'$ wurde die von dem Blattstück durchgelassene Lichtmenge gemessen. Ich nahm also an, die Lichtmenge, welche zu dieser Zeit auf das kreisrunde Blattstück von 3 cm Durchmesser fiel, sei 1483,8 gewesen, und berechnete somit das durchgelassene Lichtquantum in Prozenten des auf die Blattoberfläche fallenden.

Versuch 1. Am 22. Juni 1888.

Die Temperatur im Holzkasten steigt während des Versuchs von 16,8 auf 17,2° C.



Die hinter dem Gitter gemessenen und auf volles Licht reduzirten Lichtmengen sind:

um 11^h 49′	1539,2
„ 12^h 38′	1363,7
„ 12^h 51′	1175,4 .

Das Versuchsobjekt, ein Blattstück von einer sehr kräftigen im Garten gezogenen Pflanze von Urtica dioeca, ist um 11^h in den Recipienten gebracht. Von 11^h 45′ bis 12^h 5′ wird kohlensäurefreie Luft durch den Recipienten geleitet, von 12^h 5′ bis 12^h 45′ Luft mit 10 % Kohlensäure, dann wieder von 12^h 45′ bis 1^h 5′ kohlensäurefreie Luft.

Vom Blatt durchgelassene Lichtquantitäten:

a) in kohlensäurefreier Luft

um 12^h 3′	58,3
„ 1^h 0′	54,4 ;

b) in kohlensäurehaltiger Luft

um 12^h 18′	50,6 .

Der Berechnung zu Grunde gelegte, auf das Blattstück fallende Lichtmengen:

um 12^h 3′	1483,8
„ 1^h 0′	1101,8
„ 12^h 18′	1432,9 .

Setzen wir die jedesmal auf das Blattstück auffallende Lichtmenge gleich 100, so ließ dasselbe durch:

a) in kohlensäurefreier Luft 3,93 %
4,92 %

Mittel 4,43 %

b) in kohlensäurehaltiger Luft 3,53 %

Die Differenz 0,90 % der auffallenden Lichtmenge ist das bei der Assimilation verbrauchte Licht.

Versuch 2. Ein Blattstück von Humulus Lupulus wird am 22. Juni 1888 um 1^h 30′ in den Apparat gebracht. Temperatur 17,2—17,5° C. Kohlensäurefreie Luft wurde von 1^h 45′ bis 2^h 22′ durch den Recipienten geleitet, dann kohlensäurefreie Luft.

Die hinter dem Gitter gemessenen und auf volles Licht reduzirten Lichtmengen sind:

um 1^h 51′	1714,1
„ 2^h 33′	1641,9 .

Das Blattstück ließ folgende Lichtmengen hindurch:

a) in kohlensäurefreier Luft

um 2^h 5′	55,6
„ 2^h 10′	63,8 ;

b) in kohlensäurehaltiger Luft

um 2^h 45′	64,0
„ 2^h 58′	40,0 .

Es werden also durchgelassen in Prozenten der auffallenden Lichtmenge:

a) in kohlensäurefreier Luft

	3,29 %
	3,79 %
Mittel	3,54 %

b) in kohlensäurehaltiger Luft

	3,95 %
	2,50 %
Mittel	3,22 %

Das würde also für die zur Assimilation verbrauchte Lichtmenge nur 0,32 % der auffallenden ergeben. Doch ist offenbar die Zahl 3,95 % zu fehlerhaft, als daß sie Beachtung verdiente. Lassen wir sie fort, so ergiebt sich, mit 3,54—2,50 = 1,04 % als für die Assimilation verbrauchte Lichtmenge eine mit den Resultaten der anderen Versuche recht wohl übereinstimmende Zahl.

Über die Ursache dieses Fehlers habe ich keine bestimmte Vermuthung. Doch lag der Gedanke nahe, daß durch allzu lange Beleuchtung des Versuchsobjektes — ich beobachtete immer 11 Umkehrpunkte — Lagenänderungen der Chlorophyllkörner hervorgerufen werden könnten. Ich beobachtete also bei dem folgenden Versuche nur 5 Umkehrpunkte. Das gewährt auch noch den Vortheil, daß man in der zu Gebote stehenden kostbaren Zeit — ganz sonnenhelle Tage sind hier zu Lande selten — eine größere Zahl von Messungen ausführen kann, wodurch das Endresultat eine größere Genauigkeit bekommt, als wenn man bei jeder Einzelmessung sich so lange aufhält.

Versuch 3. Ein Blattstück von Asarum europaeum wird am 23. Juni 1888 um 12^h 45′ in den Recipienten gebracht. Temperatur 18,2—18,7° C. Zuerst wurde kohlensäurefreie Luft durchgeleitet von 12^h 47′—1^h 40′, dann kohlensäurehaltige Luft 1^h 40′—2^h 37′, zuletzt wieder kohlensäurefreie Luft 2^h 37′—3^h 17′.

Auf volles Licht reduzirte, hinter dem Gitter gemessene Lichtmengen:

um 12^h 58′	1685,6
„ 1^h 38′	1398,6
„ 1^h 45′	1356,6
„ 2^h 25′	1220,0
„ 2^h 42′	1344,6
„ 3^h 11′	1113,4 .

Die von dem Blattstücke durchgelassenen Lichtmengen sind:

a) in kohlensäurefreier Luft

um 1^h 15′	53,3 = 3,41 %	des auffallenden Lichtes
„ 1^h 28′	41,2 = 2,80 %	„ „ „
„ 2^h 52′	36,1 = 2,86 %	„ „ „
„ 3^h 4′	27,4 = 2,34 %	„ „ „
	Mittel 2,85 %	„ „ „

b) in kohlensäurehaltiger Luft

um 1^h 57′	27,3 = 2,08 %	des auffallenden Lichtes
„ 2^h 7′	18,9 = 1,47 %	„ „ „
	Mittel 1,78 %	„ „ „

Also sind 2,85—1,78 = 1,07 % des auffallenden Lichtes bei der Assimilation verbraucht.

Versuch 4. Ein Blattstück von Helianthus tuberosus wurde am 19. September 1887 morgens um 7^h in den Recipienten gebracht. Die Temperatur während des Versuches habe ich leider nicht notirt.

Bei diesem Versuche fiel durch eine Sammellinse konzentrirtes Sonnenlicht auf eine Blattoberfläche von 1,5 cm Durchmesser. Eine Messung der auf die Blattoberfläche auffallenden Lichtmenge war wegen zu starken Ausschlages der Nadel, da bei diesem Versuche der Skalenabstand vom Spiegel 4546 Skalentheile betrug, und die Umkehrpunkte jenseits des Endes der Skala lagen, nicht ausführbar. Ich beschränkte mich also darauf, die in kohlensäurefreier und kohlensäurehaltiger Luft von dem Blattstück durchgelassenen Lichtmengen zu messen. Wegen des veränderten Skalenabstandes ist die Einheit, nach der diese Messungen berechnet sind, eine andere als in den 3 vorhergehenden Versuchen, und es sind die erhaltenen Zahlen daher nur unter einander, nicht aber mit den anderen vergleichbar. Von 9^h bis 9^h 15′ wurde kohlensäurefreie Luft durch den Recipienten geleitet, dann von 9^h 15′ bis 9^h 37′ Luft, die 4 % Kohlensäure enthielt, endlich von 9^h 37′ bis 9^h 50′ kohlensäurefreie Luft.

Die durchgelassenen Lichtmengen sind:

a) in kohlensäurefreier Luft

um 9^h 7′	129,8
„ 9^h 45′	80,7
Mittel	105,3

b) in kohlensäurehaltiger Luft

um 9^h 28′	55,8
„ 9^h 36′	60,3
Mittel	58,1.

XXVI.

Erklärung der diesem Hefte beiliegenden Tafeln I bis VII.

(Beispiele geotropischer Krümmungen aufrecht wachsender Sproßachsen.)

Von

Julius Sachs.

Im Jahrgang 1873 der Regensburger »Flora« pag. 321 habe ich eine kurze Abhandlung: »Über Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel« veröffentlicht. Es war nur eine vorläufige Mittheilung über sehr ausgedehnte Untersuchungen, die ich schon in den vorausgehenden Jahren und im Anschluß an meine Untersuchungen über das Wachsthum und den Geotropismus der Haupt- und Nebenwurzeln (Arb. des Bot. Inst. Bd. I, pag. 285 u. 584) durchgeführt hatte. Ich beabsichtigte damals, dieser äußerst gedrängten Darstellung meiner Resultate eine ausführliche Abhandlung in diesen Heften folgen zu lassen, die aber in Folge von Überhäufung mit anderen Arbeiten immer wieder hinausgeschoben wurde und endlich ganz unterblieb. Da ich nun schwerlich in die Lage kommen werde, diese sehr schwierigen und nur an ausgezeichnetem Pflanzenmaterial möglichen Untersuchungen noch einmal vorzunehmen, wie es eine ausführliche Darstellung erfordern würde, so begnüge ich mich jetzt damit, aus den zahlreichen Zeichnungen und Notizen, welche nun schon 15—18 Jahre alt sind, eine geringe Zahl auszusuchen, weil ich glaube, daß nur sehr wenige Personen geotropische Krümmungen in ihrer ganzen Eigenthümlichkeit und Schönheit gesehen haben. Man könnte sich darüber wundern, daß ich die Figuren in ihrer natürlichen Größe und genau in der Form, wie ich sie bei meinen Studien gewonnen habe, vorführe. Indessen würde etwa eine photographische Verkleinerung den Gesammteindruck der Erscheinungen nicht so hervortreten lassen, wie ich dies eben wünsche, und außerdem glaube ich, daß die Besitzer dieser Hefte die großen Tafeln auch als Demonstrationsmittel in ihren Vorlesungen verwenden könnten, wenn sie dieselben auf Pappdeckel aufziehen lassen.

Bei der Auswahl dieser Bilder waren es vorwiegend vier Gesichtspunkte, die mich leiteten:

1. Wollte ich die Formveränderungen, welche ein horizontal gelegter, vorher vollkommen gerade aufrecht gewachsener Sproß im Laufe einiger Stunden oder Tage erkennen läßt, in ihren wichtigsten Stadien aufweisen;

2. theoretisch sehr wichtig ist die bei lebhafter geotropischer Krümmung eintretende Überkrümmung, die dann erst in die eigentlich aufrechte Stellung übergeht, wobei sich zugleich besonders deutlich die Thatsache ausspricht, daß an dem anfangs flach gekrümmten Sproß zuletzt nur eine scharfe Krümmung an derjenigen Stelle übrig bleibt, wo der horizontal bleibende ausgewachsene Theil in den, während des Versuches noch wachsenden und zuletzt gerade aufgerichteten Gipfeltheil übergeht;

3. wollte ich einige Beispiele der geotropischen Nachwirkung beifügen, über deren Verlauf auf den Tafeln die nöthigen Notizen gegeben sind;

4. endlich bietet der Verlauf der geotropischen Aufwärtskrümmung besondere Eigenthümlichkeiten dar, wenn die vorher aufrecht gewachsenen Sprosse in umgekehrter Lage, mit dem Gipfel abwärts, aufgestellt werden, wobei die abnorme Stellung entweder anfangs senkrecht oder nur schief sein kann.

Über die Beurtheilung der Vorgänge betreffs dieser vier Punkte habe ich mich schon in der vorläufigen Nachricht vom Jahre 1873 in der »Flora« ausgesprochen, und was die Gesammtheit der geotropischen Erscheinungen betrifft, so wird der mit diesem Gebiet der Wissenschaft weniger Vertraute sowohl in meinem Lehrbuch (besonders 3. und 4. Auflage), als auch in meinem Buche »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« 1882 und 1887 die nöthige Aufklärung finden, wobei ich jedoch bemerken muß, daß aus den hier vorgelegten Figuren und meinen übrigen alten Skizzen noch eine große Zahl von Wahrnehmungen sich gewinnen läßt, welche tiefer in das Wesen der geotropischen Vorgänge eindringen und welche den eigentlichen Gegenstand meiner damaligen Forschungen bilden. Da nun einige kurze Notizen darüber unverständlich bleiben müßten und eine ausführliche Klarlegung eben eine lange Abhandlung ergeben würde, so beschränke ich mich hier auf diesen Hinweis mit dem Bemerken, daß sorgfältige Beobachter, die ein langwieriges Nachdenken nicht scheuen, meine Figuren geradezu wie natürliche Objekte betrachten können, denn den Hauptwerth derselben lege ich in die Naturtreue der Krümmungsformen und die Genauigkeit der Messungen, von welch letzteren jedoch nur ein kleiner Theil beispielsweise mit aufgenommen ist.

Man darf nicht glauben, daß es eine leichte Sache wäre, Beobachtungsresultate in der Form, wie unsere Figuren sie darstellen, zu gewinnen; vielmehr bedarf es dazu sorgfältiger Vorbereitung und langer Übung.

Vor Allem kommt es darauf an, Pflanzenspezies aufzufinden, welche für den Zweck geeignet sind. Nach vieljähriger Erfahrung kann ich neben anderen die auf unseren Tafeln benannten Arten: Dipsacus Fullonum (und zwar die mit ganz glatten Sproßachsen), Cephalaria procera und Allium atropurpureum empfehlen. Es genügt aber nicht, die Pflanzen, wie man sie eben gerade im Garten findet, zu verwenden; vielmehr habe ich auch hier, wie ich es immer bei meinen experimentellen Untersuchungen thue, die betreffenden Pflanzen selbst speziell zu dem vorliegenden Zweck kultivirt, theils im freien Land, theils in Blumentöpfen, die aber auch im freien Land eingegraben waren. Unter zahlreichen Exemplaren werden die geeignetsten ausgesucht und der Zeitpunkt wahrgenommen, wo sie für den Versuch geeignet sind. In diesem Falle kommt es darauf an, daß die Sproßachsen vollkommen gerade sind und senkrecht stehen und daß ein möglichst langes Stück derselben noch in Streckung begriffen, also auch geotropisch reizbar ist.

Erst unmittelbar vor Beginn des Versuchs werden die Sprosse der Freilandpflanzen abgeschnitten oder die in Töpfen erwachsenen sammt diesen in das Laboratorium gebracht.

Eine weitere Bedingung des Gelingens ist, daß die zu beobachtenden Objekte vollkommen lebensfrisch, strotzend oder turgescent bleiben. Bei den im Topf eingewurzelten und in diesem Zustande zum Experiment verwendeten genügt es, die Erde feucht zu halten. Bei abgeschnittenen Sprossen setze ich an das basale Ende ein Glasrohr an, welches einfach rechtwinkelig gebogen ist; der lange, aufrecht stehende Schenkel desselben wird auf 20 bis 50 cm Höhe mit Wasser gefüllt, während der kurze Schenkel, an dem der Sproß befestigt ist, gleich diesem horizontal auf der Tischplatte liegt. Es muß dafür gesorgt werden, daß der Sproß keinerlei drehende Bewegung machen kann. Bei hohlen Sproßachsen, wie Dipsacus sie besitzt, thut man gut, die Diaphragmen an den Stammknoten zu durchbohren und die innere Höhlung ganz mit Wasser zu füllen. Dies empfiehlt sich besonders bei umgekehrter Stellung der Objekte, wo man dann das Glasrohr ganz weglassen kann; dies kann aber auch geschehen, wenn die Sproßachse horizontal gelegt wird; man füllt sie vorher ganz mit Wasser und setzt in die basale Öffnung einen passenden, weichen Flaschenkork. Das Objekt wird in horizontaler Lage in einen Halter eingespannt, dessen Zange jedoch am ausgewachsenen Basalende angreifen und den wachsenden Theil ganz frei lassen muß.

Noch vor dieser Vorbereitung werden die Blätter dicht an ihrer Basis abgeschnitten; ich muß darauf aufmerksam machen, da es auf den Tafeln nicht ausdrücklich gesagt ist, daß die an unseren Figuren leicht zu bemerkenden knotenähnlichen Anschwellungen bei Dipsacus und Cephalaria die Stellen bedeuten, wo die Blätter dicht am Stamm glatt gerundet abgeschnitten sind.

Nachdem dies geschehen, wird die Sproßachse in eine Anzahl gleichlanger Stücke eingetheilt; man legt sie zwischen zwei Bretter oder Korkplatten, die eine Rinne zwischen sich lassen, und schiebt ein mit Millimetertheilung versehenes Lineal so heran, daß man mit einem spitzen Pinsel Striche von chinesischem Tusch auf die Epidermis auftragen kann; diese müssen sehr fein sein; sie sind an unseren Figuren durch Querstriche bezeichnet, welche über die Dicke der Sproßachse beiderseits hinausragen. — Da nur Sproßachsen mit sehr langen wachsenden Regionen in Betracht kommen, können die einzelnen durch Tuschestriche abgegrenzten Stücke 100 bis 200 mm lang sein; sie sind in den Tafeln mit römischen Nummern bezeichnet. Diese Operation hat nur den Zweck, die Vertheilung des Längenwachsthums während des Versuchs und ihre Beziehung zu den Krümmungsradien der betreffenden Stücke ersichtlich zu machen. Die Figuren zeigen, daß die Abgrenzungen dieser Stücke mit den Grenzen der Internodien nicht zusammenfallen; bei Allium haben wir es ohnehin nur mit einem Internodium, dem Schaft, zu thun.

Ist nun eine Sproßachse in dieser Art vorbereitet, so kommt es darauf an, ihre Form, d. h. ihre Krümmungen in gewissen Zeiträumen zu verzeichnen und die nöthigen Messungen der Zuwachse zu machen. Dies ist nun der Punkt, bei dem es sich um Geschicklichkeit und lange Übung handelt, wenn man brauchbare Beobachtungen machen will.

Um nun genaue Bilder der Krümmungsformen zu gewinnen, auf die es mir vor Allem ankam, verfuhr ich folgendermaßen. Für jede Beobachtungsreihe wurde einer der größten, dicksten und härtesten weißen Kartons (größer als unsere Tafeln) zurecht gelegt, durch einen Linealstrich die ursprüngliche horizontale, umgekehrt vertikale oder schiefe Lage des Sprosses angedeutet und an diesem die Zeit des Anfangs des Experiments angeschrieben, wie auf den Tafeln angegeben ist. War nun eine erste Krümmung eingetreten oder eine weitere Veränderung deutlich sichtbar, so wurde der Sproß so auf den Karton gelegt, daß der nicht mehr wachsende Basaltheile auf die ursprünglich verzeichnete Richtungslinie (oder dieser parallel) zu liegen kam, der gekrümmte Gipfeltheil aber der Oberfläche des Kartons dicht anlag, was sich von selbst daraus ergab, daß die Krümmung eben in einer Ebene stattgefunden hatte. In dieser Lage wurde der Sproß mit der linken Hand festgehalten, wenn er steif und dick genug war, wie bei Dipsacus; war er dünner und biegsamer, so wurden an verschiedenen Stellen Stecknadeln neben ihm in den Karton eingestochen, um ihn in seiner natürlichen Lage festzuhalten.

Nun kam der schwierigste Theil der Arbeit: einen möglichst genauen Umriß der gekrümmten Sproßachse auf dem Karton zu projiziren. — Zu diesem Zweck war ein guter, nicht allzu harter Bleistift (Faber HH) vorbereitet; die Hälfte der Holzeinfassung abgespalten und der Graphitstift schlank und fein zugespitzt. Dieser Bleistift wurde senkrecht stehend und

mit der Spaltfläche der Sproßachse dicht anliegend an dieser hingeführt, ohne sie aber zu drücken. Die so erhaltenen Linien auf der konkaven und konvexen Seite gaben nun ein Bild der Krümmung und zugleich (wenn auch nur ungefähr) der Dicke des Sprosses an verschiedenen Stellen seiner Länge. — Es bedarf einer langen fortgesetzten Übung der Hände, um auf diese Art die geotropischen Krümmungen einer Sproßachse in ihrer ganzen Eleganz nachzubilden. Ich hebe dies deshalb hervor, weil jemand glauben könnte, die schön geschwungenen Linien unserer Figuren seien nachträglich etwa durch Korrektur so geworden, wie sie sind. Das ist nicht der Fall; nur waren die Bleistiftlinien der Originalbilder haarfein; die beträchtliche Dicke derselben auf unseren Tafeln habe ich ausdrücklich von dem Lithographen verlangt, damit die Bilder dem Beschauer deutlicher werden. Ich lege Werth auf diese Bemerkungen, weil ich weiß, daß nur wenige Personen geotropische (ebenso wie heliotropische) Krümmungen in ihrer normalen, eleganten Form gesehen haben. Also gerade in diesem Betracht sind unsere Figuren durchaus naturgetreu.

Betreffs der einigen Figuren beigesetzten Messungen habe ich noch Folgendes zu erwähnen.

Die Krümmungsradien der einzelnen Abtheilungen einer Sproßachse werden mittels eines Ziklometers auf dem Karton bestimmt; d. h. eine Glas- oder Glimmerplatte, auf welche eine größere Zahl konzentrischer Kreise von bekanntem Radius verzeichnet war, wurde aufgelegt und nachgesehen, welcher Kreis ungefähr der Krümmung des betreffenden Stückes entsprach. Von großer Genauigkeit kann hier keine Rede sein; sie ist auch unnöthig, da es genügt zu wissen, ob das eine Stück des Sprosses stärker als ein anderes gekrümmt ist und ob seine Krümmung zu- oder abgenommen hat.

Wichtiger war es dagegen, die Längenzuwachse der einzelnen Sproßregionen auf der konkaven und konvexen Seite genau zu messen. Bei der beträchtlichen Länge von 100 bis 200 mm derselben genügt schon eine Messung, die auf ungefähr 1 mm genau ist. Wenn daher auf den Tafeln noch Bruchtheile von Millimetern angegeben sind, so ist dies mehr ein Zeichen der Sorgfalt, mit der ich verfuhr. — Diese Messungen wurden mit biegsamen Maßstäben ausgeführt, die sich den Seitenlinien der Sproßachsen, genau ihre Krümmung verfolgend, anschmiegen ließen: es waren Papierstreifen mit aufgedruckter Millimetertheilung oder sehr dünne Glimmerplatten, an deren Rand eine solche eingeritzt war. Man kann auf diese Art genauer messen, als man anfangs denkt; jedenfalls so genau, als es die Aufgabe derartiger Beobachtungen verlangt. — Die Längenveränderung der Mittellinie (neutralen Achse) des betreffenden Sproßtheiles wurde natürlich als arithmetisches Mittel der Längen von konvexer und konkaver Seite berechnet, da es sich um reguläre und radiäre Sprosse handelt. — Übrigens sollen diese Längenmessungen, soweit sie den Figuren beigesetzt sind, nur

ein Bild der Beobachtungsmethode geben; für mich hatten sie, als ich sie machte, allerdings eine tiefere Bedeutung.

Wenn nun unsere Tafeln auch nicht im Stande sind, eine ausführliche Darstellung meiner Studien zu ersetzen, so glaube ich doch, daß sie als naturgetreue Bilder manchem willkommen sind, daß sorgfältige jüngere Beobachter durch sie angeregt werden und daß sie bei der Beurtheilung der neuen, über die verschiedenen Tropismen aufgestellten Theorien als kritisch verwerthbare Dokumente dienen können.

Würzburg, 29. November 1888.

XXVII.

Nachtrag zu der Abhandlung XIX „über chlorotische Gartenpflanzen“.

Auf Seite 454 habe ich nur gelegentlich die Thatsache kurz erwähnt, daß Blätter, welche unmittelbar nach ihrer Ausbildung chlorotisch sind, später grün werden können, ohne daß Eisendüngung stattgefunden hat. Ich hatte nun in den ersten Oktoberwochen dieses Jahres, nachdem meine Abhandlung bereits gedruckt war, Gelegenheit, einige besonders auffallende Beispiele zu beobachten. — Im August dieses Jahres (1888) hatte ein ungefähr 12jähriger großer, kräftiger Baum von Quercus robur (Pyramidenform) einen zweiten Jahrestrieb gemacht; die Blätter der unzähligen neuen Triebe waren ganz weiß oder nur theilweise grün. Als aber im September das weitere Wachsthum ganz still stand, bemerkte man ein sehr langsames Ergrünen und ungefähr am 7. Oktober war von der Chlorose nichts mehr zu sehen; die Blätter des zweiten Triebes waren von den früheren normalen kaum noch zu unterscheiden. — Der zweite Fall betrifft einen, an einer hohen Mauer hinaufwachsenden Weinstock amerikanischer Species (vielleicht V. riparia). Er hatte in einer Höhe von 5—6 m sehr lange Triebe gemacht, deren spätere, im Anfang September entstandene Blätter völlig weiß waren. Mitte September hörte das weitere Wachsthum auf und im Laufe von circa drei Wochen wurden diese chlorotischen Blätter grün, wenn auch nicht so dunkel, wie die normalen.

Ich lege auf diese Thatsachen Werth, weil sie die auf Seite 454 angedeutete Erklärung bestätigen dürften. Man darf annehmen, daß der Zufluß des Eisens von den Wurzeln her bis zu den mehrere Meter hoch entstehenden Blättern zu langsam war, um das Ergrünen sofort zu bewirken. Als aber die Blattbildung aufhörte, fand das spärlich und langsam zugeführte Eisen des nicht gedüngten Bodens Zeit, in die bereits ausgewachsenen chlorotischen Blätter einzudringen.